

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи

Воробьева Ольга Александровна

**Строение и возможный механизм функционирования
книдосаков голожаберных моллюсков (Nudibranchia)**

1.5.12 – зоология

Диссертация
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
академик РАН, профессор, д.б.н.
Малахов Владимир Васильевич

Москва – 2023

1. Введение.....	6
1.1. Актуальность избранной темы и степень ее разработанности	6
1.2. Цели и задачи работы	7
1.3. Объект и предмет исследования	8
1.4. Научная новизна	8
1.5. Теоретическая и практическая значимость.....	9
1.6. Методология диссертационного исследования.....	9
1.7. Положения, выносимые на защиту	10
1.8. Степень достоверности результатов диссертации	11
1.9. Личный вклад автора.....	11
1.10. Апробация результатов диссертации.....	12
1.11. Публикации	12
1.12. Структура и объем работы.....	13
1.13. Благодарности	13
2. Обзор литературы	15
2.1. История открытия феномена клептокнидии.....	15
2.2. Распространение клептокнид в отряде Nudibranchia	18
2.3. Морфология церат и квидосаков	20
2.4. Процесс отбора и функционирования клептокнид в отряде Nudibranchia	23
2.5. Голожаберные моллюски и зооксантеллы	28
3. Материал и методы	30
3.1. Система Nudibranchia, принятая в работе	30
3.2. Материал.....	31

3.3. Методы исследования	31
3.3.1. Гистологические методы для световой микроскопии	32
3.3.2. Электронная микроскопия.....	33
3.3.3. Конфокальная лазерная сканирующая микроскопия.....	34
3.3.4. Методы исследования пролиферативной активности клеток книдосака	35
3.3.5. Исследование изменений в строении книдосака после выстреливания клептокнид.....	36
4. Результаты	38
4.1. Строение и функционирование книдосаков <i>Aeolidia papillosa</i>	38
4.1.1. Строение апикальной части цераты	38
4.1.2. Общая анатомия книдосака	39
4.1.3. Мышечная обкладка книдосака	40
4.1.4. Строение перешейка между дивертикулом пищеварительной железы и книдосаком.....	40
4.1.5. Зона пролиферации.....	41
4.1.6. Зона книдофагов	41
4.1.7. Зона книдопора	43
4.1.8. Иннервация.....	43
4.1.9. Строение книдосаков после выстреливания клептокнид.....	44
4.1.10. Пролиферативная активность клеток книдосака	44
4.2. Строение книдосаков голожаберных моллюсков семейств <i>Aeolidiidae</i> , <i>Fionidae</i> , <i>Facelinidae</i> , <i>Myrrhinidae</i>	46
4.2.1. Семейство <i>Aeolidiidae</i>	46
4.2.2. Семейство <i>Fionidae s.l.</i>	46
4.2.3. Семейство <i>Facelinidae</i>	60

4.2.4. Семейство Myrrhinidae	64
5. Обсуждение	66
5.1 Методологические аспекты изучения кнidosаков и сопряженных структур.....	66
5.2 Семейство Aeolidiidae.....	67
5.2.1 Особенности строения кнidosака <i>Aeolidia papillosa</i>	67
5.2.2 Процесс выстреливания кнidosака <i>Aeolidia papillosa</i>	70
5.2.3 Строение кнidosаков представителей семейства Aeolidiidae	72
5.3 Строение кнidosаков представителей семейства Fionidae	73
5.3.1 Строение кнidosаков различных представителей семейства Fionidae.....	73
5.3.2 Клетки гемоцеля в области кнidosака у голожаберных моллюсков семейства Fionidae	76
5.3.3 Корреляция морфологии кнidosаков с питанием моллюсков семейства Fionidae	79
5.4 Адаптации к отбору нематоцист и их эволюционная роль	82
5.4.1 Потеря функционирующих кнidosаков у представителей семейства Fionidae	82
5.4.2. Значение строения кнidosаков для понимания эволюции внутри семейства Fionidae	84
5.5. Разнообразие строения кнidosаков представителей семейства Facelinidae и Myrrhinidae	85
5.6. Особенности отбора и культивирования зооксантелл у голожаберных моллюсков на примере вида <i>Pteraeolidia semperi</i>	86
5.7. Заключительные замечания: к вопросу о происхождении феномена клеткокнидии у голожаберных моллюсков	87

Заключение	90
Выводы.....	92
Список литературы	94
Приложение.....	112

1. Введение

1.1. Актуальность избранной темы и степень ее разработанности

Приобретение облигатных внутриклеточных эндосимбионтов и формирование химерных организмов – характерная особенность эукариот. Как известно, именно благодаря многочисленным эндосимбиозам возникло то биологическое разнообразие эукариот, которое мы наблюдаем на современном этапе развития биосферы (Cavalier-Smith, 2002; Cavalier-Smith, 2014; Martin et al., 2015). Изучение механизмов и закономерностей этих процессов является одним из основополагающих фундаментальных направлений современной биологии. Приобретение внутриклеточных эндосимбионтов играет важную роль в эволюции многоклеточных животных. Среди примеров можно отметить, например, симбиоз кораллов и зооксантелл (Muller-Parker et al., 2015) и симбиоз аннелид, моллюсков и других беспозвоночных с хемосинтетическими бактериями в гидротермальных очагах и восстановительных биотопах (Nussbaumer et al., 2006).

В некоторых группах многоклеточных в качестве эндосимбионтов выступают не сами клетки других организмов, а клеточные органеллы, полученные от пищевых объектов. Это интересное биологическое явление встречается у представителей нескольких типов животного царства, например, у губок (Mills, Miller, 1984; Schellenberg et al., 2019) и гребневиков (Komai, 1942; Komai, Tokioka, 1942; Picard, 1953), плоских червей (Krohne, 2018) и особенно у моллюсков. Брюхоногие моллюски способны к селективному отбору нематоцист книдарий и хлоропластов водорослей. Представители отряда *Nudibranchia*, питающиеся стрекающими кишечнополостными способны отбирать и культивировать клептокниды – стрекательные капсулы своих жертв, которые используются для защиты самого хищника. Для данного процесса характерна высокая степень функциональной интеграция тканей хозяина и чужеродных органелл с формированием специализированных

органов (книдосаков) со сложной иннервацией, а также развитие соответствующих поведенческих паттернов.

Загадочное явление клеткокнидии было открыто еще в XIX веке (Alder, Hancock, 1845; Bergh, 1862), но до сих пор является слабо разработанным. Исследования современных авторов (Greenwood, Mariscal, 1984; Martin, 2003; Martin et. al., 2009; Martin et. al., 2010; Goodheart et al., 2018 и др.) помогли понять роль стрекательных капсул (нематоцист) в оборонительной системе голожаберных моллюсков. Тем не менее, ряд важных вопросов, таких как конкретный механизм выстреливания нематоцист, возможный механизм защиты моллюска от поражения нематоцистами, механизм селекции нематоцист остаются недостаточно изученными. Требуется дополнительных исследований проблема разнообразия строения книдосаков в пределах Nudibranchia. Вплоть до настоящего времени нет понимания того, каким образом строение книдосаков связано с экологией конкретных видов моллюсков, а также какое филогенетическое значение имеет строение книдосаков и как оно соотносится с современными представлениями о системе голожаберных моллюсков. Заслуживает специального внимания почти неисследованный феномен совмещения двух биологических явлений – клеткокнидии и одновременного культивирования симбиотических зооксантелл, которое встречается в отдельных группах Nudibranchia.

1.2. Цели и задачи работы

Целью работы является изучение организации книдосаков голожаберных моллюсков в функциональном и сравнительном аспектах.

В работе были поставлены следующие задачи:

1. Провести детальную реконструкцию организации книдосаков на световом и ультраструктурном уровнях модельного объекта *Aeolidia papillosa*;
2. Исследовать особенности клеточной дифференцировки на ультраструктурном уровне, а также изучить пролиферативную

активности клеток различных зон кнidosака у модельного объекта *Aeolidia papillosa*;

3. Исследовать механизм выстреливания кнidosаков и предложить модель его функционирования;
4. Провести сравнительно-морфологический анализ организации кнidosаков в основных филогенетических линиях семейств Aeolidiidae, Fionidae, Facelinidae и Myrrhinidae в связи с особенностями питания;
5. Исследовать морфологические адаптации к одновременному культивированию клептокнид и симбиотических зооксантелл у голожаберных моллюсков семейства Facelinidae.

1.3. Объект и предмет исследования

Объектом исследования являются голожаберные моллюски (Nudibranchia), принадлежащие к 18 видам, которые относятся к 4 семействам: Aeolidiidae, Fionidae s.l. (*sensu* Cella et al., 2016), Facelinidae и Myrrhinidae.

Предметом исследования является морфология и ультраструктура кнidosаков голожаберных моллюсков, механизм функционирования кнidosаков и защиты тканей моллюска от поражения клептокнидами, взаимосвязь организации кнidosаков с характером питания и другими экологическими особенностями голожаберных моллюсков, морфологические адаптации к культивированию симбиотических зооксантелл в сочетании с явлением клептониции.

1.4. Научная новизна

Впервые изучено тонкое строение дистальных частей церат, а также ультраструктура клеток выстилки пролиферационной зоны, зоны книдофагов, зоны книдопора, мышечной выстилки кнidosака и цераты 18 видов семейств Aeolidiidae, Fionidae, Facelinidae, Myrrhinidae, изучена пролиферационная активность клеток кнidosака, выявлены особенности ультраструктурной организации клеток покровного эпителия церат. Впервые детально исследован

механизм функционирования кнidosаков и способы защиты тканей моллюска от поражения клеточными книдоцитами.

Впервые показана корреляция между особенностями тонкой морфологии кнidosака и экологическими характеристиками моллюсков: механизмами пищедобывания и объектами питания.

Впервые исследованы морфологические адаптации к культивированию симбиотических зооксантелл у представителя *Nudibranchia Pteraeolidia semperi*, обладающего кнidosаками и клеточными книдоцитами.

1.5. Теоретическая и практическая значимость

Результаты работы раскрывают особенности загадочного и слабо изученного биологического явления – заимствования одним видом клеточных органелл другого вида из весьма удаленного таксона, культивирование органелл чуждого вида в цитоплазме собственных клеток и использовании органелл чуждого вида для собственной защиты. Это открывает перспективы для последующих исследований динамики и особенностей селективного отбора чужеродных органелл, что позволит решать принципиально новые задачи, связанные с изучением клеточного сигналинга и рецепторных систем «свой-чужой».

Полученные результаты представляют собой новый этап в понимании взаимоотношений видов в биологических сообществах в аспекте взаимоотношений в системе «хищник-жертва». Результаты работы вносят вклад в понимание эволюционных процессов и имеют важное значение для понимания эволюционных процессов в типе моллюсков и их адаптационных возможностей. Полученные результаты внедрены в лекционные курсы по зоологии беспозвоночных и сравнительной анатомии беспозвоночных и могут быть использованы в курсах по цитологии и теории эволюции.

1.6. Методология диссертационного исследования

В диссертационной работе использован комплексный подход к исследованию биологического явления клеточной книдии на различных уровнях

организации – ультраструктурном, гистологическом, анатомическом, морфологическом. Методология работы включает анализ исследуемого биологического явления как в функциональном, так и в эволюционном аспектах. В работе применены методы анализа научной литературы, комплексного применения широкого спектра методик морфологического исследования, сочетания детального исследования модельного объекта с изучением в сравнительном аспекте широкого круга видов, представления оригинальных результатов в хорошо документированном и наглядном виде, позволяющим провести экспертизу достоверности исследования, сопоставления оригинальных результатов исследования с ранее полученными данными, формулировки результатов исследования в виде кратких выводов, отражающих основные результаты исследования.

1.7. Положения, выносимые на защиту

1. Новые представления о плане строения кнidosака *Nudibranchia*, особенностей дифференцировки и пролиферативной активности клеток его выстилки, цитологических особенностях книдофагов, организации мышечной и нервной системы кнidosака.
2. Новые представления о функционировании кнidosака голожаберных моллюсков и механизме выстреливания клептокнид.
3. Новые данные об организации апикальных частей цераты, цитологических особенностях ее эпидермиса и способах защиты от поражения собственных тканей клептокнидами.
4. Сравнительно-морфологический анализ организации кнidosаков в основных филогенетических линиях семейств *Aeolidiidae*, *Fionidae* и *Facelinidae* в связи с особенностями питания
5. Морфо-функциональный анализ феномена сочетания двух биологических явлений – клептокнидии и культивирования симбиотических зооксантелл у голожаберных моллюсков *Facelinidae*.

1.8. Степень достоверности результатов диссертации

Достоверность результатов диссертационной работы обеспечивается применением большого набора современных методов исследования, включающего световую микроскопию, гистологические методы, сканирующую электронную микроскопию, просвечивающую (трансмиссионную) микроскопию, конфокальную лазерную сканирующую микроскопию, с использованием иммуноцитохимического мечения и измерения пролиферационной активности; использованием широкого круга выбранных объектов исследования, включающего 18 видов из 4 семейств, объективным документированием полученных результатов большим количеством фотографий, полученных с применением светового микроскопа, конфокального лазерного сканирующего микроскопа, трансмиссионного и сканирующего электронных микроскопов, рисунками и схемами; публикацией 5-ти статей в российских и международных журналах, прошедших рецензирование с привлечением ведущих специалистов в области исследования; представлением результатов диссертации на 6-и всероссийских и международных конференциях.

1.9. Личный вклад автора

Автор диссертации лично собирал материал, проводил фиксацию и обработку материала для гистологических и ультраструктурных исследований, лично проводил исследования с применением светового микроскопа, конфокального лазерного сканирующего микроскопа, трансмиссионного и сканирующего электронных микроскопов, проводил исследование пролиферативной активности и экспериментальные исследования механизма функционирования квидосака, анализировал полученные микрофотографии и собственноручно изготовлял рисунки и схемы, автор диссертации собрал и проанализировал большой объем литературы, включающий 139 источника, провел анализ собственных результатов, участвовал в подготовке текстов 5 статей в научных журналах, лично сделал 6 докладов на научных конференциях.

1.10. Апробация результатов диссертации

Результаты диссертационной работы были доложены и обсуждены на следующих конференциях и научных семинарах:

1. 4th International Congress on Invertebrate Morphology (ICIM4)/IV Международный конгресс по морфологии беспозвоночных, Москва, Россия, 18-23 августа 2017
2. XIII Всероссийская конференция "Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря", Санкт-Петербург, Россия, 17-20 октября 2017
3. Юбилейная конференция в честь 160-тилетия кафедры зоологии беспозвоночных «ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ – НОВЫЙ ВЕК», Москва, Россия, 19-21 декабря 2018
4. Моллюски: биология, экология, эволюция и формирование малакофаун, Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина, пос. Борок, Россия, 14-18 октября 2019
5. Euromal 2021: 9th European Congress of Malacological Societies, Прага, Чехия, 5-9 сентября 2021
6. Научный семинар «Современная зоология беспозвоночных» на биологическом факультете МГУ 5 октября 2022

1.11. Публикации

По материалам диссертации было опубликовано 5 статей в рецензируемых российских и международных журналах. Во всех опубликованных работах вклад автора является определяющим. Автор проводила морфологические исследования, ставила научные задачи, анализировала полученные результаты и принимала активное участие в подготовке текста публикаций.

1. Воробьева О. А., Екимова И. А., Малахов В. В. Строение книдосаков голожаберного моллюска *Aeolidia papillosa* (Linnaeus, 1761) и возможный механизм выбрасывания клеточек // Доклады Академии наук. – 2017 – Т. 476. – №. 6. – С. 714-718. (Vorobyeva O. A., Ekimova I. A., Malakhov

V. V. The structure of cnidosacs in nudibranch mollusc *Aeolidia papillosa* (Linnaeus, 1761) and presumable mechanism of nematocysts release //Doklady Biological Sciences. – Pleiades Publishing, 2017. – Т. 476. – №. 1. – С. 196-199.)

2. Vorobyeva O. A., Malakhov V. V., Ekimova I. A. General and fine structure of *Aeolidia papillosa* cnidosacs (Gastropoda: Nudibranchia) //Journal of Morphology. – 2021. – Т. 282. – №. 5. – С. 754-768.

3. Ekimova, I. A., Vorobyeva, O. A., Mikhлина, A. L., Schepetov, D. M., Vortsepneva, E. V., Antokhina, T. I., & Malakhov, V. V. Young but distinct: description of *Eubbranchus malakhovi* sp. n. a new, recently diverged nudibranch species (Gastropoda: Heterobranchia) from the Sea of Japan //Invertebrate Zoology. – 2021. – Т. 18. – №. 3. – С. 197-222.

4. Ekimova, I. A., Vorobyeva, O. A., Mikhлина, A. L., Schepetov, D. M., Vortsepneva, E. V., Antokhina, T. I., & Malakhov, V. V. Nematocyst sequestration within the family Fionidae (Gastropoda: Nudibranchia) considering ecological properties and evolution //Frontiers in Zoology. – 2022. – Т. 19. – 29

5. Воробьева О. А., Екимова И. А., Малахов В. В. Организация цераты голожаберного моллюска *Pteraeolidia semperi* (Gastropoda, Nudibranchia) //Доклады Академии наук. – 2023 – Т. 508. – №. 1. – С. 68-72. (Vorobyeva O. A., Ekimova I. A., Malakhov V. V. Morphological organization of cerata in a nudibranch *Pteraeolidia semperi* (Gastropoda, Nudibranchia)// Doklady Biological Sciences. – Pleiades Publishing, 2023. – Т. 508. – №. 1. – С. 74-77.)

1.12. Структура и объем работы

Текст изложен на 196 страницах и состоит из введения, 5 глав, выводов, списка литературы и приложения. Список литературы включает 168 источника. Приложение содержит 8 таблиц и 36 рисунков.

1.13. Благодарности

Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю, академику В.В. Малахову за руководство на всех этапах работы. Автор также выражает глубокую благодарность к.б.н. И.А. Екимовой, оказавшей

неоценимую помощь в освоении современных методов исследований и активное участие во всех этапах исследования. Автор выражает благодарность Т. Антохиной, Е.В. Ворцепневой, Ю. Деарту, А.Л. Михлиной, Д. Озерову, А.А. Семенову, М. Семеновой за помощь в сборе материала. Особую благодарность автор выражает директору Беломорской биостанции МГУ профессору А.Б. Цетлину за обеспечение продуктивной полевой и лабораторной работы на биостанции и коллективу Межфакультетской лаборатории электронной микроскопии МГУ за бесценную и разностороннюю помощь в проведении ультраструктурных исследований. Автор признателен к.б.н. И.А. Косевичу, к.б.н. А.А. Прудковскому, д.б.н. Е.Н. Темеревой за ценные консультации. Автор благодарен всем сотрудникам кафедры зоологии беспозвоночных МГУ за знания и навыки, полученные за годы обучения на кафедре. Автор благодарит друзей (И.А. Андвеева, Я.А. Воронину, А.П. Гайдукову, Н.П.Мельникова, Т.А. Рогатых, И.А. Семёнова, С.М. Тропаревскую и, Д. Осипову и многих других) за моральную поддержку. Автор выражает благодарность своим родителям за заботу, помощь и терпение.

2. Обзор литературы

2.1. История открытия феномена клептокнидии

Загадочное явление клептокнидии – заимствование и использование голожаберными моллюсками стрекательных капсул представителей типа Cnidaria – было открыто малакологами еще в 19 веке. Уже в первой половине XIX века Алдером и Ханкоком (Alder, Hancock, 1845) были описаны капсулы неизвестного генезиса, располагающиеся в особых мешочках на концах спинных выростов – церат (лат., *cerata*). Позже Берг провел анатомо-гистологические исследования нескольких видов подотряда Aeolidida (Bergh, 1862). Им было высказано предположение, что эти органеллы сходны по морфологии со стрекательными капсулами стрекающих, но при этом синтезируются самим моллюском. Фактически, это было первое исследование, направленное на изучение феномена использования стрекательных клеток голожаберными моллюсками.

В дальнейшем Райт (Wright, 1863) впервые предположил, что стрекательные капсулы голожаберных моллюсков не синтезируются в их теле, а заимствуются моллюсками у книдарий в процессе питания и пищеварения. Тем не менее, работа Райта была проигнорирована научным сообществом, хотя, как оказалось позже, его догадки были верны. Переломным этапом в изучении данного вопроса можно считать 1903 год, когда Гросвенор сделал масштабное исследование и подтвердил в своем труде теорию, которую предложил Райт (Grosvenor, 1903; Glaser, 1910). С начала XX века начали проводиться работы, в которых исследователи пытались выяснить механизм процесса отбора стрекательных капсул (Kepner, 1943; Edmunds, 1966; Streble, 1968; Conklin, Mariscal, 1977; Day, Harris, 1978; Cargo, Burnett, 1982). Данные работы основывались в основном на данных гистологических исследований, а также опытов по питанию голожаберных моллюсков. Одной из основополагающих работ стала статья Эдмундса (Edmunds, 1966) в которой были проанализированы все накопленные к тому времени данные по строению

книдосаков и эпителию церат, а также изучено строение книдосака 23 видов голожаберных моллюсков, относящихся к 8 семействам. Большое внимание было уделено определению состава вакуолей эпителия. В частности, им были впервые описаны особые вакуоли, которыми заполнены клетки покровного эпидермиса. В последствии было показано, что данные вакуоли содержат гранулы хитина (см. ниже).

К концу XX века и началу XXI исследования процесса клеточной клептокнидии получили новое развитие с появлением методов трансмиссионной электронной микроскопии, конфокальной микроскопии и 3d-реконструкции. Данные методики помогли на принципиально новом уровне рассмотреть тонкий механизм заимствования стрекательных капсул (Greenwood, Mariscal, 1984; Martin, 2003), а также исследовать его динамику на разных стадиях процесса пищеварения (Martin, 2003; Martin et al., 2009; Martin et al., 2010). Исследования некоторых авторов (Thompson, 1960; Edmunds, 1966; Todd, 1981) помогли понять роль стрекательных капсул (нематоцист) в оборонительной системе голожаберных моллюсков. Актуальным направлением также являются биохимические исследования способов защиты голожаберных моллюсков (Putz et al., 2010; Penney et al., 2010). Все это приводит к постепенному накоплению данных о феномене отбора стрекательных клеток голожаберными моллюсками. Тем не менее, ряд важных вопросов, таких как механизм защиты тканей самого моллюска от поражения нематоцистами во время питания книдариями, механизм селекции нематоцист, особенности дифференцировки и ультраструктуры клеток в составе книдосака, и сравнительная морфология книдосаков моллюсков разных таксономических групп остаются не решенными до конца (Greenwood, 2009; Goodheart, Bely, 2017; Goodheart et al., 2018). Кроме того, требует дополнительных исследований способность некоторых голожаберных моллюсков совмещать явление клептокнидии с культивированием симбиотических зооксантелл, причем оба феномена могут быть локализованы

в одних и тех же морфологических структурах – цератах (Rudman, 1982; Hoegh-Guldberg, Hinde, 1986).

Помимо голожаберных моллюсков, феномен клептокнидии был обнаружен у турбеллярий рода *Microstomum* (отряд Dolichomicrostomida, подтип Rhabditophora, тип Platyhelminthes) – *Microstomum lineare* (Müller OF, 1773). Клептокниды находятся у турбеллярий в ресничном эпидермисе (Kerper, Barker, 1924). Процесс транспортировки клептокнид мезенхимными (паренхимными) клетками долгое время оставался неясным. Только в последние годы появились публикации, частично проясняющие этот вопрос (Krohne, 2018, 2020). Нематоцисты поглощаются паренхимными клетками – «книдофагоцитами» по терминологии Кроне (Krohne, 2018, 2020). Клептокниды транспортируются книдофагоцитами в эпителий. В дальнейшем, после выстреливания клептокнид их запас пополняется из паренхимы.

Кроме того, клептокнидия была обнаружена у гребневиков *Haeckelia rubra* (Kölliker, 1853) (Komai, 1942; Komai, Tokioka, 1942; Picard, 1953). В первых работах предполагали даже, что нематоцисты были собственного происхождения и данный вид рассматривался как переходная форма между Cnidaria и Stenophora (см. Komai, 1942; Komai, Tokioka, 1942). Позднее исследователи стали подозревать, что нематоцисты гребневиков – чужеродные органеллы, которые происходят от тех книдарий, которых поедают гребневики (Komai, 1951, 1963). Хаджи (Hadzi, 1953) предположил, что клептокниды заимствуются гребневиками от их жертв – наркомедуз. Карре и Карре (Carré, Carré, 1980) были первыми, кто достоверно показал заимствование гребневиком нематоцист у наркомедузы *Aegina citrea* (Eschscholtz, 1829). Клептокниды были найдены в эпидермисе щупалец гребневика. Предполагается, что клептокниды транспортируются по каналам гастроваскулярной системы, которые связаны с желудком и заходят в щупальца (Carré, Carré, 1980). При нересте клептокниды выходят во внешнюю среду вместе с яйцеклетками, остаются связанными с оболочками яйцеклеток,

и впоследствии поглощаются эмбрионами, так что молодой гребневик оказывается вооруженным сразу после вылупления (Carré, Carré, 1989).

В последнее время появились данные, что заимствованные нематоцисты (то есть клеточники) имеются еще в одной группе беспозвоночных, а именно у губок. В клетках мезохила губки *Haliclona cnidata* Schellenberg et al., 2019 (Porifera, Demospongiae, Harposclerida) обнаружены нематоцисты книдарий (Schellenberg et al., 2019). До сих пор остается не вполне ясным, каким образом книдоцисты могут попадать в клетки мезохила губок, и могут ли губки использовать их для собственной защиты, подобно тому, как это делают голожаберные моллюски, ресничные черви и гребневики.

2.2. Распространение клеточников в отряде Nudibranchia

Группа Heterobranchia в современной системе Gastropoda включает несколько отрядов (Bouchet et al., 2017). Отряд Nudibranchia или голожаберные моллюски характеризуется полностью завершенной деторсией (последнее свойственно не только голожаберным моллюскам), полной редукцией раковины и мантийной полости. Отряд Nudibranchia подразделяется на два подотряда: Doridina и Cladobranchia. Для подотряда Doridina характерно сохранение перистых жабр вокруг анального отверстия. У представителей подотряда Cladobranchia жабры полностью редуцированы, и дыхательная функция реализуется с помощью выростов спинной стороны – дорсолатеральных отростков или церат.

Отсутствие раковины – главного защитного органа моллюсков, ставит перед Nudibranchia непростую задачу – как защитить себя от многочисленных хищников. Эта задача решается разнообразными способами. Защитные стратегии голожаберных моллюсков многообразны и весьма изощренны (Cimino et al., 1983; Cimino, Ghiselin, 1999; Wägele, Klussmann-Kolb, 2005; Wägele et al., 2006; Putz et al., 2010; Greenwood, 2009; Penney et al., 2010; Cheney et al., 2016; Goodheart, Bely, 2017; Avila et al., 2018; Winters et al., 2018; 2022 и мн. др.). Представители подотряда Doridina защищают спинную сторону с помощью субэпидермальных известковых спикул, превращающих покровы

спинной стороны в жесткий щит – нотум (Foale, Willan, 1985; Penney, 2006; Penney et al., 2010; Никитенко, Ворцепнева 2020; Nikitenko et al., 2021; Lisova, Vortsepneva, 2022).

Многие Doridina накапливают в организме ядовитые соединения (терпены, хиноны, гликозиды и др.), которые делают моллюсков несъедобными (Wägele, Klussmann-Kolb, 2005; Wägele et al., 2006; Avila et al., 2018; Winters et al., 2018; 2022). Ядовитые вещества в теле моллюска – это вторичные метаболиты, полученные от их пищевых объектов – губок, мшанок, асцидий (Avila et al., 1990; 2000, 2018; Proksch, 1994; Avila, Paul, 1997; Cimino, Ghiselin, 1999; Wägele, Klussmann-Kolb, 2005; Wägele et al., 2006). Многие Doridina ярко окрашены, и эта окраска является предупредительной (Crossland, 1911; Margalef, 1977, 1982; Guilford, Cuthill 1991; Avila, 1995; Gamberale 1998; Härlin and Härlin 2003; Bandaranayake 2006; Cortesi and Cheney 2010; Haber et al., 2010; Winters et al., 2017). Широко известны способности Doridina к необычной локомоции. В случае опасности они способны всплывать в толщу воды и плавать, изгибая тело, как это делает, например, «испанский танцор» *Hexabranchnus sanguineus* (Newcomb et al., 2012).

Представители отряда Cladobranchia по набору своих защитных приспособлений отличаются от Doridina. В покровах спинной стороны у них нет спикул. На дорзальной стороне тела располагаются многочисленные дорсолатеральные выросты (у Aeolidida их, как правило, называют «цераты»). Их морфология крайне разнообразна у различных представителей подотряда Cladobranchia. Крупные, в некоторых случаях разветвленные выросты способны маскировать моллюска среди зарослей гидроидных полипов и водорослей, как это характерно для Dendronotoidea, Proctonotoidea, Tritonioidea и Arminoidea. Некоторые Cladobranchia накапливают в цератах вторичные метаболиты, что делает их ядовитыми (Putz et al., 2010). Пищевыми объектами для этих моллюсков могут быть разные типы беспозвоночных: гидроидные полипы, восьмилучевые кораллы, мшанки (Nybakken, McDonald,

1981). И все же, самым изощренным способом средством защиты голожаберных моллюсков следуют рассматривать клептокнидию.

Клептокнидия свойственна не всем голожаберным моллюскам и даже не всем представителям подотряда Cladobranchia. В ряде крупных таксонов (Dendronotoidea, Proctonotoidea, Tritonioidea и Arminoidea) клептокниды отсутствуют и скорее всего первично. Наличие клептокнид, по-видимому, является уникальной синапоморфией монофилетической группы Aeolidida. Эта группа включает надсемейства Fionoidea, Flabellinoidea и Aeolidoidea насчитывает около 600 видов (Goodheart et al., 2015).

Отдельный вопрос представляет собой род *Hancockia*. Данный род принадлежит к отряду Dendronotoidea (Goodheart et al., 2018; Karameinski et al., 2021), однако его положение в системе и взаимоотношения с другими родами семейства остаются неясными. Большинство Dendronotoidea лишены клептокнид и не имеют кнidosаков, тогда как *Hancockia* имеет множественные мелкие кнidosаки на разветвленных цератах (Martin et al., 2009; 2010). Загадка рода *Hancockia* может иметь несколько решений: либо это независимое приобретение клептокнид и кнidosаков, либо мы не совсем верно представляем себе положение *Hancockia* в системе.

2. 3. Морфология церат и кнidosаков

Выросты спинной стороны – цераты – характерный признак подотряда Cladobranchia. Среди специалистов полного консенсуса относительно терминологии нет. Большинство авторов называют любые выросты спинной стороны у кладобранхий – цератами. Другие авторы обозначают как цераты только те выросты, которые несут на своей вершине кнidosак (т.е. выросты представителей Aeolidida), а для выростов Dendronotoidea используют название вторичные жабры или дорсо-латеральные выросты. Поскольку объектами нашего исследования являются представители группы Aeolidida, мы будем использовать только название «цераты».

Цераты представляют из себя неразветвленный вырост цилиндрической, конической, уплощенной, вздутой и другой формы (Edmunds, 1966). В норме

цераты не ветвятся. Изредка у представителей Aeolidiida с неветвящимися в норме цератами, можно найти одну или две разветвленные цераты, что следует рассматривать как случайное уродство. Количество церат у разных видов варьируется от единиц до нескольких десятков. Снаружи цераты одеты однослойным ресничным эпидермисом, в состав которого, как правило, входят железистые клетки (Edmunds, 1966). Необычной чертой эпидермиса церат Aeolidida наличие в клетках эпидермиса вакуолей с хитиновыми гранулами (Martin et al., 2007; Greenwood, 2009). В состав эпидермиса входят пигментные клетки и сенсорные клетки (Edmunds, 1966). Под базальной мембраной эпидермиса располагается слой мускулатуры. В состав этого слоя входят как продольные мышцы (как правило, они преобладают), так и кольцевые мышечные пучки (Edmunds, 1966). По оси цераты располагается гастродермальный канал, представляющий собой вырост пищеварительной железы. (Edmunds, 1966; Streble, 1968; Conklin, Mariscal, 1977; Day, Harris, 1978; Cargo, Burnett, 1982; Greenwood, Mariscal, 1984 и др.). Между мускулатурой стенки тела и выростом пищеварительной железы, как правило, имеется более или менее обширная полость – гемоцель (Edmunds, 1966).

Характерной чертой церат Aeolidida является наличие специализированных органов – квидосаков. Квидосак – это орган в клетках которого хранятся и созревают похищенные стрекательные капсулы – клептокниды. Есть несколько родов и видов, у которых отсутствуют клептокниды, но при этом могут сохраняться квидосаки, например представители родов *Phyllodesmium*, *Phestilla*, *Calma* (Rudman, 1981; 1982; Calado, Urgorri, 2001; 2002; Burghardt, Wägele, 2004; Goodheart et al., 2018). Среди Aeolidida встречаются формы, у которых квидосаки отсутствуют. Это, например, некоторые представители родов *Phyllodesmium*, *Favorinus*, а также *Tergipes antarcticus* (Rudman, 1981; 1991; Burghardt, Wägele, 2004; Putz et al., 2010; Kiko et al., 2008; Goodheart et al., 2018). Скорее всего, отсутствие квидосаков у некоторых Aeolidiida – это результат их редукции (Goodheart et

al., 2018). Эта редукция может быть связана с тем, что моллюски перестают питаться книдариями и, таким образом, исчезает источник клептокнид. Такое явление наблюдается, например, у представителей рода *Favorinus* (которые питаются кладками других голожаберных моллюсков) или *Calma* (которые питаются икрой рыб) (Gosliner, 1979; Willan, 1983; Calado, Urgorri, 2001; 2002). Бывает и так, что моллюски питаются тканями книдарий, но книдосаков и клептокнид у них нет. Так, например, *Phyllodesmium* питается тканями восьмилучевых кораллов, но отбирает не нематоцисты, а зооксантеллы, которые впоследствии культивируются у моллюсков в клетках его пищеварительной железы (Rudman, 1981; 1991; Burghardt, Wägele, 2004). Другой пример *Phestilla*, которая питается тканями шестилучевых кораллов и не отбирает ни зооксантеллы, ни клептокниды (Rudman, 1981; 1982; Fritts-Penniman et al., 2020). Возможно, отсутствие клептокнидии в данном случае связано с тем, что у кораллов нет таких типов книдоцист, которые могли бы эффективно защищать голожаберного моллюска, а имеются только спироцисты, обладающие возможностью налипать на раздражающий объект (Goodheart et al., 2018).

Книдосак всегда располагается в апикальной части цераты и всегда один. Единственное исключение – это упомянутый выше род *Hancockia*, у которого мелкие и многочисленные книдосаки расположены на разветвленных вторичных жабрах (Martin et al., 2009; 2010). Однако, как указано выше, *Hancockia* принадлежит к другому инфраотряду – Dendronotoidea. Книдосак Aeolidiida представляет собой апикальное расширение идущего по оси цераты выроста пищеварительной железы. Морфология книдосаков описана в нескольких работах с разной степенью точности (Kerner, 1943; Edmunds, 1966; Streble, 1968; Kalker, Schmeckel, 1976; Conklin, Mariscal, 1977; Greenwood, Mariscal, 1984; Greenwood, 1991, 2009; Martin, 2003; Martin et al., 2009; 2010; Goodheart, Bely, 2017; Goodheart et al., 2018). Есть отдельные публикации, посвященные ультраструктуре книдосаков (Kalker, Schmeckel, 1976; Greenwood, Mariscal, 1984; Martin, 2003).

Существующие работы не дают исчерпывающего представления о разнообразии строения кнidosаков. Тем не менее, мы можем выделить некоторые общие черты, характеризующие этот орган. Со стороны полости тела кнidosак всегда окружен слоем мускулатуры, который хорошо заметен как на световом уровне, так и на электронных микрофотографиях (Conklin, Mariscal, 1977; Greenwood, Mariscal, 1984; Greenwood, 1991, 2009; Martin, 2003; Martin et al., 2009; 2010; Goodheart, Bely, 2017; Goodheart et al., 2018). Внутренняя выстилка представлена слоем гастродермальных клеток, в цитоплазме которых находятся похищенные стрекательные капсулы. Есть отдельные публикации, содержащие микрофотографии, в которых представлена ультраструктура клеток выстилки кнidosака и клептокнид (Kälker & Schmeckel, 1976; Schmeckel & Portmann, 1982; Greenwood, Mariscal, 1984; Martin, 2003). Исследователи отмечали, что в составе выстилки кнidosака имеется 2 типа клеток: клетки, содержащие клептокниды, так называемые книдофаги и интерстициальные клетки, не содержащие клептокнид (Glaser, 1910; Kälker & Schmeckel, 1976). Учитывая большое разнообразие и богатство видами инфраотряда Aeolidiida, представляется важным исследование устройства кнidosаков в разных группах этого таксона, а также детальное изучение этого органа современными методами.

2.4. Процесс отбора и функционирования клептокнид в отряде Nudibranchia

Стрекательная клетка – это важнейшая синапоморфия типа *Snidaria* и можно предполагать, что «изобретение» стрекательной клетки обусловило биологический успех этого типа. Стрекательные капсулы (нематоцисты или книды) разнообразны по своему строению и выполняют не одну функцию (Östman, 1979, 1982, 1983). Как правило, они служат для поражения добычи, для защиты от врагов, но иногда берут на себя и другие функции. Так, например, у цериантарий особый тип стрекательных капсул – птихоцисты используются для постройки шелковой трубки вокруг тела полипа (Stampar et al., 2015). У книдоспоридий, которые по современным данным, представляют

собой крайне специализированную группу паразитических Cnidaria (Smothers et al., 1994; Fook, Siddall, 2015), нити стрекательных капсул способствуют распространению спор (Americus et al, 2020). У одного вида стрекающих, как правило, имеется не один тип стрекательных капсул, а в пределах крупных таксонов число типов стрекательных капсул может достигать нескольких десятков (Shostak, 1995). Наиболее разнообразные стрекательные капсулы у представителей самого богатого по числу видов и эврибионтного класса Hydrozoa, и именно в этой группе широко распространены квиды, пробивающие покровы жертвы (Прудковский, 2014).

Голожаберные моллюски заимствуют стрекательные клетки от своих жертв в процессе питания. У голожаберных моллюсков существует несколько типов питания. Некоторые, например, *Eubbranchus exiguus* (Alder, Hancock, 1848) с помощью радулы проделывают отверстие в гидротехе, окружающей полип, и высасывают содержимое (Lambert, 1991). Представители родов *Spurilla*, *Aeolidia* и другие представители семейства Aeolidiidae (Delle Chiaje, 1841), предпочитают питаться актиниями. Представители Flabellinidae откусывают веточки гидроидных полипов целиком (Conklin, Mariscal 1977; Mikhlina et al., 2015). Пелагический представитель семейства Facelinidae гипонейстоный моллюск *Glaucus* нападает на крупных желетелых квидарий, таких как *Physalia*, *Verella* и *Porpita* (Bieri, 1966; Churchill et al., 2014).

Ротовое отверстие у голожаберных моллюсков находится на переднем конце тела и ведет в буккальную полость, в которой лежит пара мощных челюстей и в которую открываются протоки слюнных желез. Также, в буккальной полости находится радулярный мешок и радула, которая в совокупности с челюстями и мощной буккальной мускулатурой принимает непосредственное участие в пищедобывании и пищеварении (Mikhlina et al., 2015). После попадания в буккальную полость, ткани жертвы обрабатываются секретом слюнных желез и перетираются зубами радулы. После этого пища вместе с нематоцистами через глотку и пищевод попадает в желудок, где подвергаются ферментативной обработке (Martin, 2003). Уже на этой стадии в

желудке можно выявить как интактные нематоцисты, так и выстрелившие (Martin, Walther, 2002). От желудка отходит длинная и разветвленная пищеварительная железа, которая тянется через все тело моллюска и дает отростки в каждую церату. Именно в ней происходит внутриклеточное пищеварение. С латеральной стороны от желудка отходит короткая кишка, которая открывается анальным отверстием на дорсалатеральной или латеральной стороне передней части туловища (Schrödl, Wägele, 2003).

Гринвуд и Марискал (Greenwood, Mariscal, 1984) предположили, что непосредственный контакт нематоцисты и цитоплазмы ведет к редукции ферментативного пищеварения в клетках пищеварительной железы. Продукты реакций с участием кислых фосфатаз были найдены в гетеро-лизосомах, а не в фагосомах и был сделан вывод, что фагосомы пищеварительных клеток с нематоцистами редко сливаются с лизосомами (Martin, 2003). В фагосомах *Cratena peregrina* были найдены деградировавшие нематоцисты с поврежденными внутренними структурами, нити с шипами, пустые и поврежденные капсулы (компоненты разряженных нематоцист), а также остатки диатомовых (Martin, Walther, 2002). Это свидетельствует о том, что нематоцисты могут перевариваться как обычные фрагменты пищи (Martin, 2003).

В то же время, у многих некоторых представителей голожаберных моллюсков в процессе пищеварения происходит отбор и сортировка нематоцист по их типам. Так, например, представители родов *Spurilla*, *Aeolidia* и *Aeolidiella* накапливают в кнidosоках только мастигофоры (Edmunds 1966, Conklin & Mariscal 1977), а *Catriona*, *Cuthona*, *Eubbranchus*, *Godiva*, и *Tergipes* предпочитают изоризы (Edmunds 1966). Однако важно отметить, что эти предпочтения могут зависеть от конкретного пищевого объекта. Исследования на *Coryphella verrucosa* показали, что при питании на гидроидах рода *Obelia* моллюски отбирают особый тип мастигофор, но при питании на особях рода *Tubularia* подобной избирательности не наблюдается (Frick, 2005; Goodheart, Bely, 2017).

Непереваренные нематоцисты за счет согласованного однонаправленного движения ресничек в просвете пищеварительной железы двигаются к кнidosаку, расположенному на терминальной части цераты (Martin et al., 2009). Там они проходят через узкий ресничный канал и мышечный сфинктер и попадают в полость кнidosака. Книдофаги, располагающиеся по стенкам кнidosака, формируют на своей апикальной поверхности узкие и длинные выросты цитоплазмы, своего рода филоподии (по терминологии Greenwood, Mariscal, 1984). Они полностью перекрывают люмен кнidosака. Нематоцисты, прошедшие через ресничный канал, захватываются филоподиями и фагоцитируются.

Один из ключевых вопросов процесса отбора нематоцист сводится к тому, почему нематоцисты не выстреливают при питании моллюска. Предполагается, что моллюски способны ингибировать срабатывание стрекательных клеток путем вырабатывания анестезирующей слизи (Glaser, 1910; Graham, 1938; Salvini-Plawen 1972; Conklin, Mariscal, 1977; Schmekel, Portmann, 1982). Однако в глотке и желудке этих моллюсков можно встретить довольно много выстреливших нематоцист (Harris, 1973; Greenwood, Mariscal, 1984; Martin, Walther, 2002).

Голожаберные моллюски, питающиеся на книдариях, выработали несколько защитных механизмов, предохраняющих их от поражения нематоцистами. Ротовая полость и пищевод у них покрыты толстой кутикулой (Edmunds, 1966). Клетки эпидермиса и выстилки желудка содержат внутриклеточные вакуоли с овальными дисками или так называемыми «веретенами» (Henneguy, 1925; Graham, 1938; Martin, Walther, 2002), химический анализ которых показал, что они состоят из «гранулированного» хитина (Martin et al., 2007). Эти диски (= «хитиновые веретена»), вероятно, образуют физический барьер от нематоцист. В момент «выстреливания» нематоцист они выходят из клеток и образуют барьер между стрекательной нитью и поверхностью клетки. Таким образом, они работают по типу мешков с песком, не давая нематоцистам повреждать клетки моллюска. Кроме того,

еще один барьер формируется за счет слоя слизи, могут быть вещества, ингибирующие выстреливание нематоцист (Boutan, 1898; Grosvenor, 1903; Graham, 1938; Salvini-Plawen, 1972; Mauch, Elliott, 1997; Martin, 2003).

Существует гипотеза, что при питании в организм моллюска поступают одновременно «зрелые» нематоцисты, а также функционально недоразвитые, «незрелые», которые не способны к выстреливанию. Зрелые срабатывают непосредственно во время питания, а незрелые транспортируются в кнidosак (Neville, 1926; Greenwood, Mariscal, 1984). Незрелые стрекательные капсулы определенных типов могут находиться в клетках кнidosаков длительное время, в течение которого происходит их созревание (Wright, 1863; Grosvenor, 1903; Neville, 1926; Kepner, 1943; Conklin, Mariscal, 1977; Day, Harris, 1978; Greenwood, Mariscal 1984). В ходе этого процесса мембрана вакуоли, содержащей стрекательную капсулу, постепенно деградирует до полного исчезновения, а вокруг клеточной мембраны концентрируются мембранные везикулы и митохондрии (Greenwood, Mariscal, 1984).

У книдарий стрекательные капсулы содержатся в специальной клетке-нематоците, следовательно их срабатывание регулируется клеточными механизмами (Slautterback, Fawcett, 1959; Slautterback, 1963; Carre, 1972, 1974; Carre, Carre, 1973; Engel et al., 2001; Holstein, 1981). На поверхности клетки находится сенсорный жгутик (книдоциль), механическое раздражение которого приводит к появлению потенциала действия, который запускает каскад реакций, приводящий к изменению заряда мембраны (Santoro, Salleo, 1991; Gitter, 1994; Gitter et al., 1994; Watson, Hessinger, 1994). Это вызывает, сильное возрастание осмотического давления, и менее чем за 0,003 секунды стрекательная нить выворачивается и поражает врага или жертву (Tardent, Holstein, 1982; Holstein, Tardent, 1984).

Голожаберные моллюски используют заимствованные стрекательные капсулы – клеточные для собственной защиты, но как это происходит до сих пор остается неясным. Так как книдофаг является для клеточной чужеродной клеткой, то в нем отсутствуют необходимые вещества, входящие

в состав каскада реакций, запускающего выстреливание нематоцисты. Вероятно, выстреливание запускается другим механизмом, чем у кишечнополостных. Работ, посвященных механизму выстреливания клептокнид очень немного (Grosvenor, 1904; Kalker, Schmeckel, 1976; Conklin, Mariscal, 1977; Martin, 2003). Конклин и Марискал (Conklin, Mariscal, 1977) предполагают, что в ответ на раздражения сенсорной поверхности на апикальном конце цераты происходит сокращение мышечного комплекса, окружающего кишечнополостник и выбрасывание высвободившихся кишечнополостников во внешнюю среду (Conklin, Mariscal, 1977). Кишечнополостники при этом разрушаются, и нематоцисты выстреливают просто от соприкосновения с морской водой (Conklin, Mariscal, 1977).

2.5. Голожаберные моллюски и зооксантеллы

Подобно многим другим беспозвоночным голожаберные моллюски охотно вступают в симбиотические отношения с одноклеточными водорослями – зооксантеллами. Зооксантеллы содержатся в клетках пищеварительной железы, отростки которой проникают в цераты. Зооксантеллы потребляются как пищевой объект и в некоторых случаях их функционирование в клетках пищеварительной железы оказывается не продолжительным, потому что рано или поздно они просто перевариваются, как например у некоторых видов рода *Phyllodesmium* (Rudman, 1982; Burghardt et al., 2005, 2008). У других видов того же рода зооксантеллы функционируют длительное время и обеспечивают хозяина продуктами фотосинтеза (Rudman, 1982; Burghardt et al., 2005, 2008; Wägele et al., 2010). Есть сведения, что у некоторых моллюсков пищеварительная железа образует специализированные отростки в цератах, специально для культивирования в них зооксантелл. Такой случай описан, например, у *Pteraeolidia ianthina* (Rudman, 1982; Burghardt et al., 2008; Wilson, Burghardt, 2015). Последний вариант представляет наибольший интерес, так как в данном случае голожаберный моллюск демонстрирует способность к заимствованию клеток и органелл от двух других разных организмов. Специализированные

органеллы – нематоцисты – заимствуются от стрекающих кишечнополостных и содержатся в цитоплазме специализированных гастродермальных клеток книдофагов. Зооксантеллы – это клетки фотосинтезирующих *Dinoflagellata*, которые содержатся так же в клетках гастродермиса, но специализированных по-другому. Этот интересный случай заслуживает специального изучения.

3. Материал и методы

3.1. Система Nudibranchia, принятая в работе

Система голожаберных моллюсков Nudibranchia постоянно обновляется, а положение и ранг ряда групп является предметом дискуссий. К настоящему моменту опубликовано большое количество работ, посвященных филогенетическим отношениям как отдельных семейств голожаберных моллюсков: Aeolidiidae (Carmona et al., 2013), Dendronotidae (Ekimova et al., 2019b), Dotidae (Shipman, Gosliner, 2015), Fionidae (Cella et al., 2016; Korshunova et al., 2017a); Onchidorididae (Hallas, Gosliner, 2015); Flabellinidae (Korshunova et al., 2017b, Ekimova et al., 2022); Polyceridae (Pola et al., 2014; Martynov, Korshunova, 2015), так и всей группы в целом (Wägele, Willan, 2000; Wägele et al., 2014; Goodheart et al., 2015; 2017). Отметим, что несмотря на все усилия малакологов (а может быть, как раз благодаря этим усилиям), система некоторых таксонов внутри Nudibranchia пока остается весьма противоречивой. Так, например, широко распространенное семейство Facelinidae, включающее не менее 200 видов, рассматривается как полифилетическое, и ряд авторов предлагает разделить его на несколько семейств (см. Furfaro et al., 2016; Cella et al., 2016; Ekimova et al., 2019a; Goodheart et al., 2017; Korshunova et al., 2019). Не менее конфликтной является ситуация с традиционным семейством Tergipedidae: одни авторы предлагают объединить представителей семейств Fionidae, Eubranchidae, Tergipedidae и Calmidae в единое семейство Fionidae, выделяя в его составе 10 родов (Cella et al., 2016), другие разбивают его на 11 семейств, выделяя в них в общей сложности 25 родов (Korshunova et al., 2017a). Что касается семейства Flabellinidae, то некоторые малакологии предлагают разделить его на 7 семейств с 35 родами (Korshunova et al., 2017b). Такие экстремально «дробительские» системы подвергаются критике в работах других авторов (Goodheart et al., 2018; Ekimova et al., 2022).

В данной работе мы в целом принимаем систему, предлагаемую ресурсом MolluscaBase (MolluscaBase, 2022), в которой отряд Nudibranchia подразделяется на два подотряда Doridina и Cladobranchia. В пределах подотряда Cladobranchia различают надсемейства Aeolidioidea Gray, 1827; Arminoidea Iredale et O'Donoghue, 1923; Dendronotoidea Allman, 1845; Doridoxoidea Bergh, 1899; Fionoidea Gray, 1857; Proctonotoidea Gray, 1853; Tritonioidea Lamarck, 1809 (MolluscaBase, 2022). Согласно данным Екимовой с соавт. (Ekimova et al., 2022) из надсемейства должно быть выделено самостоятельное надсемейство Flabellinoidea Bergh, 1889. Таким образом, виды, которые были объектами настоящей работы, входят в состав трех надсемейств, а именно Aeolidioidea Gray, 1827; Fionoidea Gray, 1857; Flabellinoidea Bergh, 1889. Составленный на основе работ ряда авторов (Carmona et al., 2013; Cella et al., 2016; Furfaro et al., 2016; Furfaro, Mariottini, 2021; Ekimova et al., 2022) список семейств и родов, включаемых в перечисленные надсемейства дан в таблице 3.1.1.

3.2. Материал

Материалом для настоящей работы служили 18 видов голожаберных моллюсков, собранных в Баренцевом, Белом, Японском, Средиземном и Южно-Китайском морях (см. таблицу 3.2.1). Материал был собран вручную на литорали или из верхней сублиторали с использованием легководолазного снаряжения. Координаты мест сбора и глубины указаны в таблице 3.2.1. Перед фиксацией собранные особи были сфотографированы прижизненно.

3.3. Методы исследования

Фиксация объектов проходила несколькими способами в зависимости от методов исследования, который был применен для изучения того или иного вида. В работе были использованы несколько методов морфологического исследования. В таблице 3.3.1. указано число образцов каждого вида, исследованных теми или иными методами.

Перед фиксацией часть особей была расслаблена 0,25М раствором $MgCl_2$, разбавленным морской водой в соотношении 1:1, с добавлением 1 мл 1%-го раствора новокаина, далее материал сохранялся в холодильнике в течение 12 часов при 4°C. В некоторых случаях моллюскам были сделаны инъекции 0,25 мл 1%-го раствора новокаина, после чего они содержались в холодильнике при 4°C в течение 12 часов.

3.3.1. Гистологические методы для световой микроскопии

Отрезанные цераты особей исследуемых видов были зафиксированы в 2,5% глутаровом альдегиде на фосфатном буфере Миллонига (Табл.3.3.2) или на Фосфатно-солевом буфере (PBS) в течении 1,5 часов при 4°C. Затем объекты отмывали в фосфатном буфере Миллонига или PBS 3 раза по 15 минут, после чего подвергали постфиксации в темноте 1%-ном растворе OsO_4 в течение 45 минут. Далее образцы отмывали от тетраоксида осмия в фосфатном буфере Миллонига или PBS 3 раза по 5 минут, после чего проводили дегидратацию в последовательности спиртов с восходящей концентрацией, начиная с 30% этанол — 2 раза по 10 минут, 50% этанол — 2 раза по 10 минут, 70% этанол — 2 раза по 10 минут. При необходимости образцы могли далее сохраняться в 70 %-ном этиловом спирте.

Далее следовали проводка в спиртах: 82% этанол — 2 смены по 10 минут, 96% этанол — 2 смены по 10 минут. Далее следовала дегидратация в смесях этилового спирта и ацетона: 96%-ная смесь этанола и ацетона в отношении 2:1 — 2 смены по 15 минут, далее та же смесь в отношении 1:1 — 2 смены по 15 минут, затем та же смесь в отношении 1:2 — 2 смены по 15 минут.

После этого образцы помещали в чистый ацетон (2 смены по 15 минут). Затем объекты заливали в эпоксидную смолу Epon 812 через смеси ацетон и Epon 812 в разных соотношениях: 3:1 — 24 часа, 1:1 — 24 часа, 1:3 — 24 часа, после чего образцы помещали в чистую смолу при комнатной температуре на 6 часов. После этого образцы заливали в формы и оставляли при 37°C на 24 часа, далее цераты или моллюсков целиком перемещали на подложки из уже

частично полимеризованной смолы в термостат на 60 °С и оставляли на 48 часов.

Материал был использован для изготовления серийных срезов: 11 серий полутонких срезов толщиной 1 мкм были изготовлены на ультрамикротоме LKB III с использованием стеклянных ножей, 45 серий полутонких срезов той же толщины были изготовлены на ультрамикротоме LKB V. Окрашивание срезов производилось 1% раствором метиленового и толуидинового синего (см. Миронов и др., 1994).

Часть объектов были зафиксированы в растворе Буэна (Табл.3.3.3) в течении 1 часа, после чего образы были отмыты от фиксатора с использованием последовательности спиртов возрастающей концентрации (10% этанол, 2 смены по 15 минут; 30% этанол 2 смены по 15 минут; 50% этанол, 2 смены по 20 минут; 70% этанол, 2 смены по 30 минут).

3.3.2. Электронная микроскопия

3.3.2.1. Трансмиссионная электронная микроскопия

Образцы были подготовлены для исследования так же, как и для изготовления полутонких срезов. Часть ультратонких срезов была изготовлены на базе МЛЭМ, остальные образцы были подготовлены на ультрамикротоме Leica EM UC6 (Leica, Germany) с использованием алмазного ножа Ultra 45 (Diatome, Switzerland). Срезы монтировались на бленды с подложкой из формвара. Контрастирование срезов проводили насыщенным раствором уранилацетата (37°C, 40 мин) и 1%-ным раствором цитрата свинца (при комнатной температуре в течении 10 мин в темноте в присутствии гранул NaOH).

Исследование ультратонких срезов проводилось с помощью трансмиссионного электронного микроскопа Jeol JEM-1011 и Jeol JEM-1400 (Jeol, Japan).

3.3.2.2. Сканирующая электронная микроскопия

Фиксация объектов для СЭМ была осуществлена 70%-ным раствором этилового спирта. Далее производилась дегидратация по следующему

протоколу: 96% этанол — 12 часов, смесь 96% этанол и ацетон (3:1) — 2 смены по 15 минут, смесь 96% этанол и ацетон (1:1) — 2 смены по 15 минут, смесь 96% этанол и ацетон (1:3) — 2 смены по 15 минут, далее чистый ацетон две смены по 5 минут и 30 минут. После дегидратации объекты были высушены в критической точке с использованием Hitachi Critical Point Dryer HCP-2 (Hitachi, Japan), затем смонтированы на столики и напылены металлом (платина+палладий).

Изучение образцов проводилось на сканирующих электронных микроскопах межкафедральной лаборатории электронной микроскопии (МЛЭМ) CamScan S-2 и Jeol JSM6380-LA (Jeol, Japan).

3.3.3. Конфокальная лазерная сканирующая микроскопия

Для изучения на конфокальном лазерном микроскопе часть моллюсков была расслаблена, другая же наоборот подвергалась механическому воздействию, чтобы вызвать выстреливание кнidosака. Далее материал фиксировался в 4%-ном растворе PFA на PBS в течение 24 часов при 4°C.

За фиксацией последовала отмывка образцов PBT (WashingSolution) 3 раза по 30 минут; затем глицином 3 смены на 1 часу, и Blocking Solution: 3 смены по 8 часов.

Так как вид *A. papillosa* был первым объектом исследования, он был использован как модельный объект для подбора оптимального метода окрашивания. Большая часть образцов *A. papillosa* была изучена при помощи иммуногистохимического мечения антителами. Для этого образцы сначала метились первичными антителами:

- FMRF-амид (маркер нервной системы) и тубулин (маркер ресничек и жгутиков) (Табл. 3.3.5);
- RF-амид (маркер нервной системы) и тубулин (Табл. 3.3.5);
- Серотонин (маркер нервной системы) и тубулин (Табл. 3.3.5).

Мечение первичными антителами проходило в течение 2 суток, при 4°C. После этого образцы отмывались в Blocking Solution (3 смены по 1 часу)

(Табл.3.3.4). Далее образцы подвергались мечению вторичными антителами (Табл. 3.3.5) 2 суток при 4°C.

После этого образцы подвергались окраске флуоресцентными красителями на фибриллярный актин Phalloidin или Phalloidin (от 4 до 8 часов при 4°C), ядерными красителями DAPI (в течении 1 часа при 4°C) или Propidium iodide (в течении 4 часа при 4°C). При наличии свободного канала производилась дополнительная окраска флуоресцентным красителем Calcofluor White (данный краситель выявляет аморфный хитин) в течение 1 часа при 4°C. В завершении проводилась отмывка в PBS 3 раза по 30 минут, и объекты подвергались просветлению в восходящей проводке изопропилового спирта с заключением в среду Murray clear.

Остальные виды подвергались окрашиванию с использованием только флуоресцентных красителей, за исключением *Catriona columbiana*, *Myja longicornis*, *Phyllothemium poindimiei* в случае которых цераты были дополнительно помечены на тубулин. Смесь для окрашивания состояла из Phalloidin или Phalloidin (от 4 до 8 часов при 4°C), Propidium iodide (в течение 4 часов при 4°C) и Calcofluor White (в течении 1 часа при 4°C).

Подготовленные образцы были исследованы на лазерном сканирующем конфокальном микроскопе Nikon A1 (Nikon, Japan) с использованием лазеров с длиной волны испускаемого света 405 нм, 488 нм, 546 нм и 647 нм. В ходе работы получали оптические срезы образцов каждые 0,5-1,5 мкм, собранные в 3D стеки, а также фотографии отдельных оптических срезов высокого разрешения.

3.3.4. Методы исследования пролиферативной активности клеток квидосака

Для изучения пролиферативной активности клеток квидосака была использована клик-реакция с введением метки 5-этинил-2'-дезоксинуридина (EdU), который включается в ДНК клеток находящихся в S-фазе клеточного цикла (Buck et al., 2008; Pereira et al., 2017). Метка EdU является аналогом тимидина и внедряется исключительно в ядра находящиеся в S-фазе, и

остается далее в них и может быть визуализирована с использованием флуоресцентного азида. Исследование пролиферации клеток *A. papillosa* было произведено с применением 5-этинил-2'-дезоксинуридина или EdU. Исследованная особь (1 экз.) прижизненно была помещена в раствор EdU с концентрацией 10 мкМ на время инкубации в течении 6, 12, 24, 48, 72 часов. В конце каждого эпизода инкубации моллюск был помещен в раствор MgCl₂ на 30 минут. Далее у исследуемой особи отсекали 2-4 цераты, которые были зафиксированы в 4%-ном растворе PFA в течение не менее 3 часов. Далее образцы отмывали с использованием безазидных растворов PBT (3 смены по 15 минут), глицина (4 смены по 30 минут), PBS (2 смены по 10 минут) и блок-раствора (Табл.3.3.4) (2 смены по 15 минут).

Затем образцы (отсеченные цераты) выдерживались в Click-iT® reaction cocktail (Табл.3.3.6) в течение 30 минут в темноте. После чего производилась отмывка блок-раствором (3 смены по 20 минут в темноте) и дальнейшая окраска ядерным красителем DAPI увеличенной концентрации (20:1000) для маркирования контуров кнidosака и цераты.

Для контроля использовали цераты, отсеченные у моллюска, который подвергался инкубации в растворе EdU только в течении 10 минут. Эти цераты были ядерным красителем DAPI увеличенной концентрации (20:1000).

В препаратах опытных образцов наблюдали свечение в ядрах в канале 405 и 488 (КЛСМ), а также окрашивание контура кнidosака и цераты. В контрольных образцах наблюдали свечение в ядрах только в канале 405 (КЛСМ) и окрашивание контура кнidosака и цераты.

3.3.5. Исследование изменений в строении кнidosака после выстреливания клептокнид.

Для того, чтобы выяснить, какие изменения происходят в кнidosаке непосредственно после выстреливания клептокнид, было отобрано 4 моллюска. Моллюсков раздражали, прикасаясь к ним препаровальной иглой, а затем сразу отрезали несколько церат с помощью ножниц. Отрезанные цераты немедленно помещались в подготовленные растворы для фиксации для

световой микроскопии и для лазерной сканирующей конфокальной микроскопии. Состав растворов и процедура подготовки материала для исследования описаны в предыдущих разделах настоящей главы. Временной промежуток между прикосновением иглы к моллюску и помещением отрезанной цераты в фиксатор составлял не более 1-2 сек.

4. Результаты

4.1. Строение и функционирование книдосаков *Aeolidia papillosa*

4.1.1. Строение апикальной части цераты

A. papillosa – относительно крупный представитель голожаберных моллюсков, часто встречающийся на литорали и верхней сублиторали Белого моря, откуда и были собраны особи, использованные в настоящем исследовании. Спинная сторона *A. papillosa* несет многочисленные цераты (Рис. 4.1.1). Отдельная церата представляет собой уплощенный вырост спинной стороны. В апикальной части, т.е. именно там, где располагается книдосак, церата становится цилиндрической. Общая схема анатомического строения апикальной части цераты представлена на рис. 4.1.2. Поверхность цераты одета однослойным ресничным железистым эпителием, который подстлан базальной пластинкой (Рис. 4.1.3). По мере продвижения к апикальной части цераты базальная пластинка утончается и прерывается на апексе цераты (Рис. 4.1.1). Клетки эпидермиса имеют вытянутую форму, ядра занимают базальное или срединное положение. Апикальная поверхность эпидермальных клеток несет микроворсинки, пронизывающие слой гликокаликса толщиной 0,7-1,2 мкм, и многочисленные реснички (Рис. 4.1.3; 4.1.4; 4.1.10).

В эпидермисе цераты можно различить 5 типов клеток: поддерживающие клетки, железистые клетки, пигментные клетки, иридофороподобные клетки и чувствительные нервные клетки. Ресничные поддерживающие клетки содержат в цитоплазме большое количество везикул с хитиновыми гранулами (Рис. 4.1.3; 4.1.5 В). Размер везикул колеблется от 2 мкм до 5 мкм. Содержимое этих везикул электронно-прозрачное, хитиновые гранулы имеют форму стержня с расширениями на обоих концах (Рис. 4.1.3; 4.1.10). Эти гранулы хорошо видны при исследованиях с помощью конфокального лазерного микроскопа и окраски флуоресцентным красителем Calcofluor White (Рис. 4.1.5 В). Железистые клетки содержат крупные вакуоли

диаметром от 7 до 20 мкм, в которых находится аморфное, электронно-прозрачное содержимое (Рис. 4.1.3 А, С). В некоторых случаях вакуоли могут сливаться в единственную крупную вакуоль, занимающую почти весь объем клетки и оттесняющую на периферию ядро и другие органеллы (Рис. 4.1.3). Входящие в состав эпидермиса веретенообразные пигментные клетки содержат скопления электронно-плотных гранул размером до 1,5 мкм (Рис. 4.1.3.С). Цитоплазма иридофорных клеток содержит вакуоли, заполненные стопками уплощенных электронно-прозрачных гранул (Рис. 4.1.3 D). В состав эпидермиса входят сенсорные клетки, которые несут на апикальном конце пучок ресничек (Рис. 4.1.14 D).

Под эпителием располагается мышечный слой, который образован двумя субслоями, один из которых представлен кольцевыми мышцами (они прилегают к базальной пластинке), а другой (более мощный) – продольными (Рис. 4.1.2). Между мышечным слоем, подстилающим эпидермис, и мышечной обкладкой дивертикула имеется полость гемоцеля. В ней встречаются отдельные амебоциты. Последние нередко связаны с мышечной обкладкой книдосака (Рис. 4.1.6).

4.1.2. Общая анатомия книдосака

Книдосак представляет собой дистальную часть дивертикула пищеварительной железы, проникающего внутрь цераты. В каждой церате имеет только один дивертикул и только один книдосак, который расположен в самой апикальной части цераты (Рис. 4.1.2). Книдосак *A. papillosa* имеет грушевидную форму с сужением на апикальном конце цераты (Рис. 4.1.2). Размеры книдосака варьируют в зависимости от размеров цераты. Латеральные цераты меньше и несут, соответственно, книдосак меньшего размера, нежели дорсальные цераты. Самый маленький их исследованных книдосаков составлял 200 мкм в длину и 110 мкм в ширину, в то время как самый большой составлял 1000 мкм в длину и 360 мкм в ширину. Книдосак *A. papillosa* является продолжением ветви пищеварительной железы, которая заходит непосредственно в церату (Рис. 4.1.2). Книдосак может быть

подразделен на 4 части, различающиеся по строению и функции, и окружен мощной мускулатурой, образующей сплошную мышечную обкладку. Рассмотрим эти части кнidosака по отдельности.

4.1.3. Мышечная обкладка кнidosака

Мышечная обкладка кнidosака представлена кольцевой мускулатурой, которая прилегает к базальной пластинке гастродермального эпителия и продольной мускулатурой, обращенной к полости гемоцеля (Рис. 4.1.5; 4.1.10; 4.1.11; 4.1.13). Иногда в зоне книдофагов можно увидеть эпизодично встречающиеся волокна кольцевой мускулатуры, которые лежат поверх продольных. Наибольшую толщину мышечные слои имеют в зоне ресничного канала (см. ниже), где кольцевая мускулатура создает мощное сократимое кольцо. На самом апикальном конце кнidosака мышечная обкладка последнего соединяется с мускулатурой, подстилающей эпидермис цераты (Рис. 4.1.2; 4.1.12А).

4.1.4. Строение перешейка между дивертикулом пищеварительной железы и кнidosаком

Перешеек между дивертикулом пищеварительной железы и кнidosаком представляет собой извилистую трубку, соединяющую кнidosак с пищеварительной железой (Рис. 4.1.2; 4.1.5 С; 4.1.6). Он выстлан узкими мультицилиарными гастродермальными клетками с крупными округлыми ядрами (с ядрышками). Цитоплазма одних клеток электронно-светлая, тогда как у соседних – более плотная, так что на поперечном срезе перешейка светлые клетки чередуются с темными (Рис. 4.1.6). Базальные части клеток формируют отростки диаметром 0,3 – 0,5 мкм. Отростки соседних клеток переплетаются между собой, так что вблизи базальной пластинки имеется зона шириной около 1 мкм, содержащая множество округлых профилей. Апикальные части клеток практически смыкаются в центральной части перешейка. Узкий просвет перешейка заполнен ресничками (Рис. 4.1.6).

4.1.5. Зона пролиферации

Мы относим этот участок кнidosака к зоне пролиферации на основании результатов мечения EdU, которые описаны ниже (раздел 4.1.10). В настоящем разделе дано описание строения этой области кнidosака на основании данных ТЭМ.

Зона пролиферации – это самая базальная часть кнidosака, она занимает приблизительно 10% от общей высоты кнidosака (Рис. 4.1.2). Зона пролиферации выстлана столбчатыми мультицилиарными клетками высотой до 25 мкм. Клетки соединены опоясывающими десмосомами в апикальных частях (Рис. 4.1.7 А, В, С). Крупное удлиненное ядро с ядрышком расположено в клетке базально (Рис. 4.1.7 А). Цитоплазма гомогенная, с большим количеством мелких включений, содержит митохондрии овальной формы, редкие фагосомы и комплексы Гольджи (Рис. 4.1.7). Апикальная часть клетки несет реснички и многочисленные микроворсинки. Микроворсинки не образуют типичной щеточной каемки, а представляют собой апикальные выросты различной толщины, которые вместе с ресничками целиком заполняют просвет этой части кнidosака (Рис. 4.1.7). Корешковый аппарат ресничек не выражен. В основании зоны пролиферации находится мышечный сфинктер, который представляет собой подобие мышечной «шайбы», состоящей из кольцевой мускулатуры, способной пережимать просвет кнidosака (Рис. 4.1.2; 4.1.5 С, F)

4.1.6. Зона книдофагов

Зона книдофагов занимает центральную часть кнidosака, и составляет примерно 60% от общей длины этого органа (Рис. 4.1.2). Мышечная обкладка этой части кнidosака представлена кольцевой мускулатурой, прилегающей к базальной пластинке гастродермальной выстилки кнidosака, и продольной мускулатурой, обращенной к гемоцелю (Рис. 4.1.5 А, F). От продольной мускулатуры отходят пересекающие гемоцель тяжи, соединяющиеся с мышечной обкладкой цераты (Рис. 4.1.2).

Просвет кнidosака на всем протяжении заполнен многочисленными микроворсинками и ресничками, который отходят от апикальных участков клеток гастродермиса (Рис. 4.1.8. А, В). В составе гастродермальной выстилки этой зоны выделяется два типа клеток: книдофаги и интерстициальные клетки (Рис 4.1.8 – 4.1.10). Книдофаги – это крупные столбчатые клетки высотой 40-50 мкм (Рис. 4.1.2; 4.1.8; 4.1.10). В книдофагах содержатся многочисленные стрекательные капсулы - нематоцисты, заимствованные из тканей съеденных жертв, т.е. клептокниды. В цитоплазме книдофага можно выделить центральную область с многочисленными мелкими везикулами и периферическую зону с «пустой» электронно-светлой цитоплазмой. Клептокниды располагаются в центральной везикулярной области книдофага (Рис. 4.1.8 А, В). На одном срезе книдофага обычно видны 10-12 клептокнид. Однако просмотр серии срезов показывает, что общее число клептокнид в одном книдофаге может достигать 30. Клептокниды выглядят лежащими непосредственно в цитоплазме книдофага. Однако внимательное изучение стенки клептокниды при большом увеличении позволяет обнаружить мембрану, плотно прилегающую к оболочке нематоцисты (Рис. 4.1.9 С, D). Вероятно, эта мембрана представляет собой мембрану вакуоли, в которой помещается клептокнида (т.е. книдофорной вакуоли). У *A. papillosa* клептокниды представлены только одним типом нематоцист – мастигофорами. Нематоцисты имеют форму вытянутого эллипсоида, длинная ось которого составляет около 15 мкм, а короткая 2-3 мкм (Рис. 4.1.8, 4.1.9). Лопастное ядро книдофага также располагается в составе везикулярной области цитоплазмы, ближе к основанию клетки, клептокниды лежат в непосредственном соседстве с ядром (Рис. 4.1.8 С).

Между книдофагами располагаются интерстициальные клетки. На срезах эти клетки, как правило, имеют форму песочных часов с расширенными апикальной и базальной частями и узкой средней частью, сжатой соседними книдофагами (Рис. 4.1.9 А; 4.1.10). Ядро находится в расширенной базальной части. В цитоплазме интерстициальных клеток имеются многочисленные

вакуоли, содержащие хитиновые веретена (Рис 4.1.5 E, F; 4.1.9 A, B; 4.1.10). Размер вакуолей с хитиновыми веретенами варьируется от 1,5 до 3 мкм. В базальной части интерстициальная клетка образует многочисленные складки, которые на срезах могут выглядеть как множество округлых профилей, своего рода базальный лабиринт (Рис. 4.1.8 D; 4.1.В). Боковые части интерстициальных клеток также формируют многочисленные складки, поэтому на границе с соседними книдофагами можно видеть несколько параллельно идущих мембран (Рис. 4.1.9, A, B)

4.1.7. Зона книдопора

Зона книдопора – это самая апикальная часть книдосака (Рис. 4.1.2). Мышечная обкладка книдосака в этом месте соединяется с мышечной стенкой цераты (Рис. 4.1.2; 4.1.11 B). Зона книдопора занимает от 1/5 до 1/9 общей длины книдосака. Гастродермальная выстилка этой части книдосака представлена невысоким (до 15 мкм в толщину) кубическим эпителием, в клетках которого отсутствуют нематоциты, зато цитоплазма заполнена многочисленными вакуолями с хитиновыми гранулами (Рис. 4.1.2; 4.1.11 B, C; 4.1.12 C). Просвет книдосака в зоне книдопора заполнен микроворсинками и ресничками, отходящими от апикальной части гастродермальных клеток. Все микроворсинки и реснички ориентированы одинаково – они направлены в сторону книдопора (Рис. 4.1.2). При окраске полутонких срезов метиленовым синим просвет книдосака выглядит заполненным полупрозрачной массой (Рис. 4.1.12 A). Базальная пластинка, подстилающая эпидермис цераты, по направлению к ее дистальному концу постепенно истончается, становится волнистой и практически исчезает на самом апикальном конце в области книдопора (Рис. 4.1.2; 4.1.11 C; 4.1.12 C).

4.1.8. Иннервация

В полости гемоцеля цераты проходят мощные пучки нервных волокон, содержащие до 80 невритов (Рис. 4.1.11 D; 4.1.14 A). Они одеты тонкой базальной пластинкой, отделяющей нервные волокна от гемоцеля. Нервные пучки входят в слой мускулатуры, окружающей книдосак, где разделяются на

более тонкие нервы, содержащие 10-20 невритов. Они залегают между слоями кольцевой и продольной мускулатурой квидосака (Рис. 4.1.14 С).

В эпидермисе среди поддерживающих клеток обнаруживаются высокие узкие клетки с плотной цитоплазмой, несущие на апикальной поверхности пучок ресничек, от базальных телец которых отходят мощные корешки (Рис. 4.1.14 D). Мы предполагаем, что это сенсорные клетки.

4.1.9. Строение квидосаков после выстреливания клептокнид

При сравнении строения апикальной части цераты и квидосака до и непосредственно после выстреливания выявляются следующие изменения. Цераты, зафиксированные до выстреливания, имеют округлый апикальный конец, лишенный какого-либо отверстия или углубления (Рис. 4. 1. 16 А) Цераты, зафиксированные непосредственно после экспериментального раздражения моллюска, имеют на апикальном конце кратерообразную воронку, в углублении которой видны выброшенные из квидосака клептокниды (Рис. 4. 1. 16 В). Эта воронка и временный канал, соединяющий просвет квидосака с внешней средой, хорошо видны на оптических срезах апикального конца цераты при исследовании в лазерном сканирующем конфокальном микроскопе (ср. Рис. 4.1.16 С и Рис. 4.1.16 D). На гистологических срезах этот канал слабо выражен, вероятно, из-за того, что эпидермис в месте квидопора быстро смыкается после выстреливания (Рис. 4.1.15 А). Зато на гистологических срезах можно видеть клептокниды не только в цитоплазме квидофагов, но и в просвете квидосака (Рис. 4.1.15 В). Квидосак непосредственно после выстреливания демонстрирует утолщение его наружной мышечной обкладки, что говорит о сокращении мускулатуры квидосака (Рис. 4.1.15 В).

4.1.10. Пролиферативная активность клеток квидосака

Мы провели исследование пролиферативной активности для того, чтобы выяснить происходит ли в квидосаке деления клеток, и если да, то в какой именно зоне квидосака это происходит.

Включение метки EdU (которая является маркером митотической активности клеток) было выявлено в эпидермисе цераты, причем включение EdU происходило интенсивнее на апикальном конце этого органа (Рис. 4.1.17 С, D, F). Отдельные метки EdU были отмечены в клетках, взвешенных в гемоцеле (амебоцитах) (Рис. 4.1.17 В, С, D, Е, F).

Что касается гастродермальной выстилки кнidosака, то оказалось, что включение метки EdU происходит только в так называемой зоне пролиферации в базальной части кнidosака. Включения метки EdU не происходит ни в зоне книдофагов, ни в зоне книдопора. Это позволяет заключить, что клетки гастродермальной выстилки в зоне книдофагов и в зоне книдопора не делятся (или делятся с гораздо меньшей скоростью, чем в зоне пролиферации), а зона пролиферации – это камбиальная часть кнidosака, клетки которой замещают поврежденные в результате «срабатывания» кнidosака книдофаги и клетки выстилки зоны книдопора.

4.2. Строение кнidosоков голожаберных моллюсков семейств *Aeolidiidae*, *Fionidae*, *Facelinidae*, *Myrrhinidae*

4.2.1. Семейство *Aeolidiidae*

4.2.1.1. *Spurilla neapolitana* (Рис. 4.2.1 А)

Кнidosак *S. neapolitana* устроен сходно с кнidosоком *Aeolidia papillosa*. Кнidosак *S. neapolitana* имеет вытянутую грушевидную форму с сужением на апикальном конце цераты (Рис. 4.2.1 В). Длина кнidosака – около 100 мкм, максимальная ширина 50 мкм. Мышечные слои кнidosака хорошо развиты (толщина до 20 мкм). В кнidosаке выделяется три функциональные зоны: зона пролиферации, зона книдофагов и зона книдопора. Выстилка зоны кнidosоков представлена двумя типами клеток: собственно, книдофаги и интерстициальные клетки (Рис. 4.2.1 А). Последние не содержат вакуоли с гранулами хитина, в отличие от вида *Aeolidia papillosa*. Книдофаги крупные, содержат от 10 до 15 нематоцист. Нематоцисты одного типа, мастигофоры, собраны в кластеры (Рис. 4.2.1 А). Просвет кнidosака (люмен) очень узкий, заполнен большим количеством микроворсинок. Зона книдопора сформирована интерстициальными клетками.

4.2.2. Семейство *Fionidae s.l.*

4.2.2.1. *Catriona columbiana* (Рис.4.2.2 А)

Кнidosак овальной формы, с расширенным основанием и сужающейся апикальной частью (рис. 4.2.2.В). Длина кнidosака 100-120 мкм, ширина – 40-60 мкм. Мышечная обкладка кнidosака развита относительно слабо. Она состоит преимущественно из продольных мышц, снаружи от которых располагаются отдельные кольцевые волокна (Рис. 2.2.2. С, D). Общая толщина мышечной обкладки составляет около до 2 мкм. Просвет кнidosака узкий, щелевидный. Выстилка кнidosака состоит только из одного типа клеток – книдофагов. Книдофаги крупные, их размеры на срезах достигают 30X30 мкм. Цитоплазма книдофагов содержит многочисленные нематоцисты (Рис. 4.2.2 Е, F). На ультратонком срезе одной клетки число видно от 10 до 15

нематоцист. Нематоцисты только одного типа (стенотелы). В апикальной части книдофага все нематоцисты ориентированы крышечками в сторону щелевидного просвета книдосака (Рис. 4.2.3 F, G). Стенка клеткокниды непосредственно граничит с цитоплазмой книдофага (Рис. 4.2.3 G1). Ядро книдофага с единственным заметным плотным ядрышком. Цитоплазма электронно-светлая с немногочисленными везикулами. Особенностью данного вида является наличие в гемоцеля особых клеток (*cellules speciale*), образующих скопления и тяжи в акпикальной части цераты вблизи мышечной обкладки книдосака (Рис. 4.2.2. F). Эти клетки характеризуются наличием в цитоплазме многочисленных комплексов Гольджи типичного строения – в виде стопки уплощенных цистерн гладкого ретикулума (Рис. 4.2.2. K).

При выстреливании на вершине цераты формируется широкий книдопор, причем эпидермис в районе книдопора частично заворачивается внутрь, что отчетливо заметно на фотографиях, сделанных на КЛСМ (Рис. 2.2.2. C, D).

Отметим, что эпидермис апикальной части цераты содержит большое количество вакуолей с хитиновыми веретенами, полностью заполняющих цитоплазму и оттесняющих на периферию ядро и другие органеллы (рис. 4.2.2. J). Вакуоли с хитиновыми веретенами присутствуют во всех типах эпидермальных клеток – поддерживающих железистых и даже в клетках, предположительно выполняющих функции чувствующих (рис. 4.2.2. I).

4.2.2.2. *Cuthona nana* (Рис. 4.2.3 A)

Книдосак яйцевидной формы с расширенным базальным и суженным апикальным концами (Рис. 4.2.3 B). Длина книдосака составляет около 100 мкм, а ширина – около 60 мкм. Наружная мышечная обкладка хорошо развита, толщина мышечного слоя достигает 9 мкм (Рис. 4.2.3 C, D). Внутренняя выстилка книдосака представлена книдофагами. Лишь в самой базальной части имеются клетки, не содержащие клеткокнид, возможно, они соответствуют недифференцированным клеткам в книдосаках других голожаберных моллюсков. Книдофаги крупные, на срезах имеют

прямоугольную форму, высота – около 40 мкм, ширина – около 30 мкм. Нематоцисты содержат представлены только одним типом, – это эврители. Нематоцисты располагаются в центральной области клетки (Рис. 4.2.3 Е, Н). Стенка нематоцисты непосредственно контактирует с цитоплазмой книдофага (Рис. 4.2.3 Н, Н1) Периферическая цитоплазма электронно-прозрачная, с немногочисленными везикулами и электронно-плотными гранулами (Рис. 4.2.3 Е, Н). Ядро с единственным плотным ядрышком. В гемоцеле между мышечной обкладкой книдосака и мышечным слоем, подстилающим эпидермис, располагаются группы *cellules speciale* (Рис. 4.2.3 I, J). Это крупные клетки (размером около 20 мкм), ядро с крупным центральным ядрышком, цитоплазма электронно-светлая с многочисленными комплексами Гольджи по периферии клетки (Рис. 4.2.3 I, J). В гемоцеле присутствуют клетки с вакуолями, содержащими хитиновые веретена (Рис. 4.2.3 G). Эти клетки могут на срезах располагаться по одной или небольшими группами по 2-4 клетки (Рис. 4.2.3 G).

При выстреливании на вершине папиллы формируется книдопор, ширина которого достигает 10 мкм. В области книдопора происходит глубокое вворачивание эпидермиса, формирующее кольцевую эпидермальную складку внутри книдопора (Рис. 4.2.3 D).

Эпидермис апикальной части цераты содержит большое количество вакуолей с хитиновыми веретенами, полностью заполняющих цитоплазму клетки и оттесняющих на периферию ядро и другие органеллы (Рис. 4.2.3 F).

4.2.2.3. *Cuthonella hiemalis* (Рис. 4.2.4 А)

Книдосак яйцевидно-удлиненный, длина книдосака – около 80 мкм, максимальная ширина – около 40 мкм (Рис. 4.2.4 В). Мышечная обкладка книдосака хорошо развита, ее толщина составляет около 6 мкм (Рис. 4.2.4. С, D, Е). На основании строения гастродермальной выстилки книдосака, в нем можно выделить 3 зоны, не явно отделенные одна от другой. В базальной части книдосака гастродермальная выстилка образована недифференцированными клетками. Это клетки кубического эпителия с

базальными ядрами с единственным ядрышком, цитоплазма умеренной электронной плотности с округлыми митохондриями (Рис. 4.2.4 L). Большую часть кнidosака занимает зона книдофагов, в состав которой входят клетки нескольких типов: собственно книдофаги, интерстициальные клетки и клетки с включениями (Рис. 4.2.4 В). Книдофаги – вытянутые в апикально-базальном направлении клетки, немногочисленные нематоцисты встречаются по всему объему книдофага немногочисленными группами по 2-3 клеточки (Рис. 4.2.4 Н, I). Нематоцисты (мастигофоры и изоризы) помещаются в вакуолях с утолщенными стенками (Рис. 4.2.4 I). Цитоплазма книдофагов электронно-плотная, содержащая многочисленные гранулы, везикулы и крупные, объемные вакуоли с электронно-прозрачным содержимым. Клетки с включениями, содержащие многочисленные вакуоли с электронно-плотными включениями (Рис. 4.2.4 F, H, G). Интерстициальные клетки содержат небольшое количество везикул и электронно-плотных гранул, базальное ядро не содержит ядрышка (Рис. 4.2.4 H). В промежутке между кнidosаком и стенкой цераты гемоцель содержит клетки по меньшей мере 2-х типов. *Cellules speciale* – это изодиаметрические клетки размером около 15 мкм, ядро с крупным центральным ядрышком, цитоплазма с мощно развитым шероховатым ретикулумом и комплексами Гольджи с электронно-плотным секретом (Рис. 4.2.4 J, K, M, N). Второй тип клеток гемоцеля – клетки с хитиновыми веретенами (Рис. 4.2.4 K).

Книдопор – простой, без заворачиваний эпидермиса внутрь (Рис. 4.2.4 С).

Эпидермис апикальной части цераты включает клетки с хитиновыми веретенами, а также железистые клетки нескольких типов (Рис. 4.2.4 F, G).

4.2.2.4. *Cuthonella concinna*

Строение кнidosака данного вида идентично строению кнidosака у *C. hiemalis*. Мы приводим данные по этому виду потому, что для него удалось очень наглядно показать, что нематоцисты в пищеварительной железе находятся не в цитоплазме клеток (как в кнidosаке), а в просвете

пищеварительной железы. Это справедливо и для средней части пищеварительной железы (Рис. 4.2.5 А), и для участка перешейка, предшествующего сфинктеру между пищеварительной железой кнidosаксом (рис. 4.2.5 В). Таким образом, мы можем заключить, что захват нематоцист книдофагами происходит уже в кнidosаке.

4.2.2.5. *Diaphoreolis viridis* (Рис. 4.2.6 А)

Кнidosак яйцевидной формы с суженным апикальным концом (Рис. 4.2.6 В). Размеры кнidosака – около 110 мкм в длину и около 60 мкм по максимальной ширине. Мышечные слои хорошо развиты (толщина мышечной обкладки около 8 мкм), в ее состав входят кольцевые и продольные мышцы (Рис. 4.2.6 С, D). В строении гастродермальной выстилки кнidosака выделяется три зоны: базальная, средняя и апикальная (Рис. 4.2.6 В). Нематоцисты имеются только в средней зоне (зоне книдофагов), выстилка которой состоит из клеток только одного типа – собственно книдофагов. Книдофаги – прямоугольные клетки, на ультратонком срезе одного книдофага обнаруживается до 10 нематоцист (чаще меньше) (Рис. 4.2.6 I, J). Нематоцисты различных типов – мастигофоры, изоризы и эврителы, они помещаются в обширных вакуолях, мембрана которой в некоторых случаях далеко отходит от стенки нематоцисты (Рис. 4.2.6 Н). Ядро помещается в центре клетки, вокруг ядра – область более плотной цитоплазмы, по периферии клетки цитоплазма электронно-светлая с обширными вакуолями. Нематоцисты локализуются как в перинуклеарной, так и в периферической цитоплазме (Рис. 4.2.6 Н, I). В гемоцеле между мышечной обкладкой кнidosака и мышцами, подстилающими эпидермис, имеются скопления клеток с ядрами с выраженными хроматиновыми глыбками и центральным ядрышком (Рис. 4.2.6 G). Цитоплазма с хорошо выраженным ретикулюмом, содержит электронно-плотные включения. Мы относим эти клетки к *cellules speciale*. Помимо этого, в гемоцеле ближе к основанию кнidosака встречаются крупные клетки с хитиновыми веретенами (Рис. 4.2.6 В, С).

Клетки эпидермиса апикальной части цераты содержат большое число вакуолей с хитиновыми веретенами (Рис. 4.2.6 F). В эпидермисе обнаруживаются клетки с более плотной цитоплазмой, несущие апикальный пучок ресничек (Рис. 4.2.6 F). Предположительно – это чувствующие клетки.

Книдопор узкий, в виде перевернутой воронки. Внутри книдопора заходит инвагинация эпидермиса, что подтверждается наличием характерной ступеньки, очерчиваемой мускулатурой обкладки книдосака в его верхней части (Рис. 4.2.6 C, D).

4.2.2.6. *Eubranchus pallidus* (рис. 4.2.7 A)

Книдосак яйцевидной формы с расширенным базальным и суженным апикальным концами (рис. 4.2.7 B). Размеры книдосака – около 120 мкм в длину и 50 мкм в ширину в наибольшем измерении. Мышечная обкладка книдосака хорошо развита, толщина мышечных слоев достигает 6 мкм (Рис. 4.2.7 C, D, E). Выстилка книдосака представлена двумя типами клеток, это книдофаги и интерстициальные клетки. В книдосаке нет четкого деления на зоны (Рис. 4.2.7 B). Книдофаги – прямоугольные клетки высотой до 25 мкм. Цитоплазма книдофага электронно-плотная, содержащая многочисленные вакуоли с электронно-прозрачным содержимым и множество мелких электронно-плотных пузырьков и мелких вакуолей, окружающих нематоцисты. Ядро книдофага всегда с крупным центральным ядрышком. На тонком срезе одного книдофага обнаруживается 10-12 нематоцист (Рис. 4.2.7 C, D). Нематоцисты двух типов – мастигофоры и изоризы. В большинстве нематоцисты залегают в апикальной части книдофага, обращенной к просвету книдосака, при этом они, как правило, обращены крышечкой в сторону просвета (Рис. 4.2.7 D). Нематоцисты лежат в вакуоли, но мембрана последней плотно прилегает к стенке нематоцисты (Рис. 4.2.7. F). Интерстициальные клетки с многочисленными вакуолями. Просвет книдосака объемистый занят микроворсинками и ресничками (Рис. 4.2.7 D). *Cellules speciale* присутствуют в гемоцеле вблизи базальной части книдосака. В гемоцеле имеются скопления клеток с ядрами с крупными глыбками хроматина и небольшим

объемом цитоплазмы (Рис. 4.2.7 Н). Клеток, содержащих хитиновые веретена в гемоцеле данного вида не отмечено.

Эпидермис содержит клетки с хитиновыми веретенами в цитоплазме, а также железистые клетки нескольких типов (Рис. 4.2.7. G).

4.2.2.7. *Eubbranchus rupium* (Рис. 4.2.8 А)

Книдосак с расширенным основанием, высота (80 мкм) почти равна ширине вблизи основания (70 мкм) (Рис. 4.2.8 В, С). Мышечная обкладка книдосака включает клетки по-разному ориентированные – продольные, кольцевые и косо-ориентированные (Рис. 4.2.8 Е, G, Н). Общая толщина мышечной обкладки 2-4 мкм. К мышечной обкладке примыкают нервные пучки, ограниченные базальной пластинкой от содержимого гемоцеля (Рис. 4.2.8 Е). Выстилка книдосака представлена двумя типами клеток – это интерстициальные клетки и книдофаги (Рис. 4.2.8 D, H, I, J). В базальной части книдосака интерстициальные клетки прямоугольные (Рис. 4.2.8 D), в зоне книдофагов они сильно вытянуты и стиснуты объемистыми книдофагами (Рис. 4.2.8 J). Ядра интерстициальных клеток располагаются в базальной части клеток, они имеют одно центральное ядрышко и рыхлый хроматин, с редкими глыбками (Рис. 4.2.8 D, J). Цитоплазма интерстициальных клеток содержит многочисленные расширенные цистерны шероховатого ретикулума со светлым содержимым (Рис. 4.2.8 D, J). В цитоплазме интерстициальных клеток имеются комплексы Гольджи типичного строения с темным содержимым (Рис. 4.2.8 D, J). В отдельных цистернах обнаруживаются не ограниченные мембраной шарообразные липидные включения. Апикальная поверхность интерстициальных клеток несет многочисленные микроворсинки и реснички (Рис. 4.2.8 D, J). Апикальная поверхность интерстициальных клеток образует выросты и выпячивания, которые возможно свидетельствуют об апокриновой секреции. Просвет книдосака заполнен электронно-плотным содержимым, в котором присутствуют скопления мелких плотных гранул и отдельные шарообразные темные (липидные?) крупные гранулы (Рис. 4.2.8 I). Срезы микроворсинок и ресничек хорошо видны в плотном содержимом

просвета кнidosака (Рис. 4.2.8 D, I). Интерстициальные клетки располагаются в базальной и апикальной зонах кнidosака, а также в промежутках между книдофагами. Книдофаги занимают среднюю часть кнidosака (Рис. 4.2.8 B), так что можно говорить о зоне книдофагов, хотя у данного вида разделение кнidosака на зоны выражено нечетко. Книдофаги прямоугольные объемистые клетки. В цитоплазме их также присутствуют раздутые цистерны шероховатого ретикулома со светлым содержимым, а также комплексы Гольджи типичного строения (Рис. 4.2.8 K). В некоторых книдофагах цистерны со светлым содержимым сильно раздуты и заполняют большую часть объема клетки (Рис. 4.2.8 J). Ядро книдофага расположено в центре клетки, содержит единственное центральное ядрышко и рыхлый рассеянный хроматин. На срезах одного книдофага обнаруживается до 15-16 нематоцист. Нематоцисты (мастигофоры и изоризы) располагаются по периферии книдофага (Рис. 4.2.8 J). При большом увеличении (Рис. 4.2.8 K) удается рассмотреть контур мембраны, отделенный от стенки нематоцисты небольшим промежутком, что говорит о том, что нематоцисты помещаются в вакуоли. В некоторых случаях цитологическое строение книдофага мало отличается от строения интерстициальной клетки (ср. Рис. 4.2.8 H и Рис. 4.2.8 K), и возможно, что книдофаги – это интерстициальные клетки, захватившие нематоцисты. В других случаях книдофаги сильнее отличаются от интерстициальных клеток за счет формирования обширных вакуолей, которые представляют собой раздувшиеся и слившиеся между собой цистерны (Рис. 4.2.8 J). В полости гемоцеля присутствуют *cellules speciale* вблизи базальной части кнidosака (Рис. 4.2.8 B).

Эпидермис апикальной части цераты характеризуется большим количеством вакуолей с хитиновыми веретнами (Рис. 4.2.8 F). В эпидермисе присутствуют железистые клетки с единственной крупной вакуолью с электронно-светлым (слизистым) содержимым.

Книдопор – это просто небольшой участок утоньшенного эпидермиса на вершине цераты, где, вероятно, в момент выстреливания происходит выбрасывание нематоцист (Рис. 4.2.8 С).

4.2.2.8. *Eubranchus odhneri* (Рис. 4.2.9 А)

Книдосак яйцевидный с небольшим сужением к апикальной части, длина книдосака 80 мкм, максимальная ширина 50 мкм (Рис. 4.2.9 В). Мышечные слои хорошо развиты (толщина до 6 мкм), в основании книдосака в области перешейка – мощный кольцевой сфинктер (Рис. 4.2.9 С1). В основании книдосака (вблизи перешейка) в состав его выстилки входят недифференцированные клетки, не содержащие нематоцист. Вся остальная выстилка книдосака представлена книдофагами (Рис. 4.2.9 В). Последние представляют собой цилиндрические клетки, апикальные части которых в виде округлых лопастей обращены в широкий просвет книдосака (Рис. 4.2.9 С1). Книдофаги буквально набиты нематоцистами (см. Рис. 4.2.9 С1). Нематоцисты одного типа – мастигофоры. На электронограммах видно, что нематоцисты настолько многочисленны, что они (точнее, содержащие их вакуоли) соприкасаются друг с другом (Рис. 4.2.9 F, H). Нематоцисты находятся внутри фагоцитарной вакуоли. Мембрана вакуоли укреплена плотным материалом и, как правило, отступает от стенки нематоцисты, так что просвет вакуоли у данного вида виден вполне отчетливо (Рис. 4.2.9 F1). В цитоплазме книдофага видны многочисленные везикулы (Рис. 4.2.9 F). Обширные пустоты, которые видны на электронограммах в цитоплазме книдофагов, вероятно, представляют собой артефакт неадекватной фиксации. Апикальные части книдофагов лишены типичной каемки микроворсинок. Вместо этого апикальная мембрана образует многочисленные инвагинации, из-за чего апикальная цитоплазма выглядит губчатой (Рис. 4.2.9 I). Просвет книдосака заполнен мелкогранулярным материалом умеренной электронной плотности. Реснички в просвете книдосака обнаружить не удастся.

В гемоцеле между мышечной обкладкой книдосака и мускулатурой, подстилающей эпидермис, обнаруживаются группы клеток, которые мы

относим к *cellules speciale* (Рис. 4.2.9 I). Это клетки с ядрами с 2-я или 3-я ядрышками, пристеночным хроматином и вакуолизированной цитоплазмой (Рис. 4.2.9 I).

Клетки эпидермиса содержат многочисленные вакуоли с хитиновыми веретенами (Рис. 4.2.9 E). В эпидермисе имеются клетки с единственной вакуолью с электронно-светлым содержимым, которая занимает почти весь объем клетки. Книдопор с небольшим загибом эпидермиса внутрь (Рис. 4.2.9 C2).

4.2.2.9. *Eubranchus malakhovi* (Рис.4.2.10 A)

Книдосак овально-яйцевидный, сужающийся на апикальном конце, длина около 80 мкм, максимальная ширина – 55 мкм (Рис.4.2.10 B). Мышечная обкладка книдосака хорошо развита, ее толщина 6 – 8 мкм (Рис.4.2.10 C, D). Гастродермальная выстилка книдосака состоит из недифференцированных клеток и книдофагов (Рис.4.2.10 B). Недифференцированные клетки образуют 1-2 яруса клеток в самой базальной части книдосака над перешейком (Рис.4.2.10 B, C). Они имеют центральное ядро с рассеянным хроматином и крупным центральным ядрышком (Рис.4.2.10 B, D). Цитоплазма недифференцированных клеток не содержит нематоцист. Книдофаги – крупные изодиаметрические клетки размером около 20-25 мкм, связанные друг с другом хорошо выраженными опоясывающими десмосомами (Рис. 4.2.10 C, C2). Ядро книдофага с диффузным хроматином и крупным центральным ядрышком находится в центре клетки (Рис. 4.2.10 E). Вокруг ядра в центре книдофага расположена область относительно плотной цитоплазмы с округлыми митохондриями и небольшими неправильной формы везикулами. По периферии книдофага располагаются крупные вакуоли с электронно-прозрачным содержимым и пустоты, не ограниченные мембраной (Рис. 4.2.10 E). Нематоцисты собраны в центральной части книдофага в области плотной цитоплазмы вокруг ядра. Все нематоцисты одного типа (мастигофоры). На одном тонком срезе через центральную часть книдофага обнаруживается 20-22 нематоцисты. Нематоцисты находятся в фагоцитарной

вакуоли, мембрана последней укреплена плотным материалом со стороны цитоплазмы клетки (Рис. 4.2.10 С1). Книдосак практически лишен просвета. В гемоцеле отмечены клетки с ядром с диффузным хроматином. Клетки с хитиновыми веретенами в гемоцеле не обнаружены.

Эпидермис апикальной части цераты состоит преимущественно из железистых клеток с одной крупной вакуолью, которая занимает большую часть объема клетки (Рис. 4.2.10 С, F, G). Вакуоль заполнена рыхлым содержимым небольшой электронной плотности и, вероятно, представляет собой слизистый секрет. В эпидермисе встречаются также железистые клетки с секретом в виде крупных электронно-плотных глобул (Рис. 4.2.10 С, F). Между железистыми клетками зажаты поддерживающие клетки, несущие апикальные микроворсинки. Поддерживающие клетки содержат многочисленные вакуоли с хитиновыми веретенами (Рис. 4.2.10 С, G).

Книдопор на фиксированном материале не обнаруживается.

4.2.2.10. *Tergipes tergipes* (Рис. 4.2.11 А)

Книдосак грушевидной формы, с широким основанием и суженной апикальной частью, длина 70 мкм, максимальная ширина в базальной части – 70 мкм (Рис. 4.2.11 В). Мышечная обкладка книдосака хорошо выражена, ее ширина достигает 8 мкм (Рис. 4.2.11 С). Гастродермальная выстилка книдосака подразделяется на три зоны. В базальной части вблизи перешейка, отделяющего книдосак от пищеварительного дивертикула, имеется зона недифференцированных клеток, основную часть книдосака занимает зона книдофагов, содержащих нематоцисты в цитоплазме, в апикальной зоне в состав выстилки книдосака входят клетки, не содержащие нематоцист (Рис. 4.2.11 В, С). Недифференцированные клетки базальной части книдосака имеют крупные ядра с диффузным хроматином и крупным центральным ядрышком, в цитоплазме видны митохондрии и неправильной формы везикулы (Рис. 4.2.11 С). Книдофаги – крупные цилиндрические клетки с электронно-светлой цитоплазмой, высотой около 25 мкм. Книдофаг содержит в цитоплазме множество нематоцист, их число на одном тонком срезе

достигает 40. Нематоцисты (мастигофоры и изоризы) помещаются в обширных фагоцитарных вакуолях (Рис. 4.2.11 С, Е, G). В апикальных частях книдофага мембрана вакуоли, укрепленная плотным материалом, тесно прилегает к стенке нематоцисты, так что просвет фагоцитарной вакуоли становится неразличимым (Рис. 4.2.11 F). Обращенная в просвет апикальная часть книдофага несет микроворсинки неправильной формы и редкие реснички (Рис. 4.2.11 F). Между книдофагами зажаты интерстициальные клетки, не содержащие нематоцист (Рис. 4.2.11 Е). Клетки апикальной зоны книдосака также не содержат нематоцист, они имеют ядра неправильной формы с пристеночным хроматином, ядрышки не обнаружены (Рис. 4.2.11 G). Просвет книдосака обширный, заполнен гранулярным электронно-плотным материалом и содержит многочисленные нематоцисты (Рис. 4.2.11 В, С, Е, F). В гемоцеле обнаруживаются клетки овальной формы с округлым ядром с несколькими некрупными ядрышками и цитоплазмой умеренной электронной плотности, заполненной шероховатым эндоплазматическим ретикулюмом, которые мы относим к *cellules speciale* (Рис. 4.2.11 G). Помимо них в гемоцеле имеются клетки с неправильной формы пикнотическими ядрами и сильно вакуолизированной цитоплазмой (Рис. 4.2.11 G, H).

Клетки эпидермиса содержат крупные вакуоли с хитиновыми веретенами (Рис. 4.2.11 H). Книдопор на фиксированных цератах не выражен.

4.2.2.11. *Trinchesia ornata* (Рис. 4.2.12 А)

Книдосак грушевидный, сильно суживающийся к апикальному концу, длина книдосака – около 80 мкм, максимальная ширина 45 мкм (Рис. 4.2.12 В). Мышечная обкладка книдосака везде хорошо выражена, ее средняя толщина около 5 мкм. В книдосаке можно выделить три зоны: базальную, выстилка которой состоит из недифференцированных клеток, среднюю, выстилка которой состоит из книдофагов с нематоцистами, и апикальную зону, выстилка которой состоит из клеток, не содержащих нематоцисты (Рис. 4.2.12 В). Книдофаги - это крупные цилиндрические клетки удлиненные, около 25 мкм высотой. Цитоплазма книдофага содержит множество нематоцист, в

одном книдофаге на ультратонком срезе можно насчитать 20-22 нематоцисты (Рис. 4.2.12 С). Цитоплазма книдофага плотная, содержит множество везикул неправильной формы с электронно-прозрачным содержимым (Рис. 4.2.12 D). Уплотненные ядра книдофагов с единственным центральным ядрышком лежат базально вблизи базальной пластинки гастродермиса (Рис. 4.2.12 D). Продолговатые нематоцисты (мастигофоры) сконцентрированы преимущественно в апикальных частях книдофагов (хотя встречаются и в базальных участках книдофагов). Нематоцисты расположены по-разному, но в апикальных частях книдофагов они, как правило, ориентированы крышечкой в сторону просвета книдосака (Рис. 4.2.12 С, Е, Е1). Даже на большом увеличении не удастся рассмотреть мембрану фагоцитарной вакуоли, и возможно, что таковая отсутствует (см. Рис. 4.2.12 Е1). В апикальных частях книдофагов встречаются пустоты, которые, вероятно, представляют собой артефакт фиксации. Апикальная поверхность книдофагов несет микроворсинки неправильной формы. Просвет книдосака узкий, он заполнен рыхлым материалом, в котором различимы микроворсинки клеток книдофагов (Рис. 4.2.12 С). Апикальная часть книдосака выстлана уплощенными клетками, лишенными нематоцист (Рис. 4.2.12 F). Клетки выстилки апикальной зоны книдосака содержат лопастные ядра, в цитоплазме видны многочисленные везикулы неправильной формы (Рис. 4.2.12 F). Апикальная поверхность клеток несет тонкие длинные микроворсинки (Рис. 4.2.12 F). Просвет книдосака в апикальной зоне широкий, содержит рыхлый материал, пронизанный микроворсинками клеток гастродермальной выстилки (Рис. 4.2.12 F). В гемоцеле встречаются округлые клетки, ядра которых содержат единственное крупное ядрышко, хроматин собран в глыбки (Рис. 4.2.12 F). Возможно, эти клетки следует рассматривать как *cellules speciale*. Клетки с хитиновыми веретенами в гемоцеле не обнаружены.

Клетки эпидермиса апикальной части цераты содержат множество вакуолей с хитиновыми веретенами. Последние занимают большую часть объема клетки, тогда как ядро и окружающая его плотная цитоплазма с сильно

развитым шероховатым ретикулюмом занимают базальное положение (Рис. 4.2.12 Н).

Книдопор представляет собой узкий канал, который выстлан инвагинировавшими эпидермальными клетками с хитиновыми веретенами (Рис. 4.2.12 G).

4.2.2.12. *Zelentia pustulata* (Рис. 4.2.3 А)

Книдосак вытянутый, его длина - около 80 мкм, максимальная ширина около 40 мкм (Рис. 4.2.13 В). Мышечная обкладка книдосака очень тонкая, ее толщина не превышает 1,5 мкм (Рис. 4.2.13 С, Н).

В выстилке книдосака можно выделить три зоны: зона недифференцированных клеток в базальной части книдосака вблизи перешейка, отделяющего этот орган от кишечного дивертикула, зона книдофагов, которые содержат в цитоплазме нематоцисты и занимают большую часть книдосака, и апикальная зона, выстланная клетками, не содержащими нематоцист. На ультраструктурном уровне нами изучены книдофаги. Книдофаги – крупные клетки высотой до 30-35 мкм. Цитоплазма книдофага заполнена вакуолями с электронно-прозрачным содержимым и имеет пенистое строение (Рис. 4.2.13 Е). Лопастное ядро с диффузным хроматином находится в центре клетки, зажатое между вакуолями (Рис. 4.2.13 Е). В апикальной части книдофага число вакуолей уменьшается, они становятся меньше, здесь цитоплазма книдофага более плотная. Нематоцисты (мастигофоры и эврителы) находятся в апикальной части книдофага, ориентированы длинными осями в направлении апикально-базальной оси книдофага и обращены крышечками к просвету книдосака (Рис. 4.2.13 Е, Г, Н). Вокруг нематоцист не удается рассмотреть сколько-нибудь отступающей от стенки нематоцисты мембраны фагоцитарной вакуоли. Однако вблизи прозрачной стенки нематоцисты всегда имеется характерное уплотнение цитоплазмы книдофага (Рис. 4.2.13 Г). У других голожаберных моллюсков, имеющих хорошо выраженные фагоцитарные вакуоли, мембрана последней всегда уплотнена со стороны цитоплазмы книдофага, поэтому можно

предположить, что у данного вида мембрана фагоцитарной вакуоли имеется, но очень тесно прилегает к стенке нематоцисты и остается неразличимой. Апикальная поверхность книдофага образует небольшие выпячивания и инвагинации, имеются редкие реснички (Рис. 4.2.12 E, отмечена стрелкой). Просвет книдосака ясно выражен, его содержимое электронно-прозрачно. В гемоцеле апикальной части цераты обнаружены *cellules speciale*. Они собраны в группы по 2-3 клетки (Рис. 4.2.13 F). *Cellules speciale* имеют ядра с ядрышками и хроматином, собранным в глыбки, цитоплазма этих клеток плотная, заполнена трубчатыми цистернами шероховатого ретикулюма, имеются комплексы Гольджи (Рис. 4.2.13 F, F1). При исследовании с применением конфокального микроскопа в гемоцеле между мышечной обкладкой книдосака и мускулатурой, подстилающей эпидермис, обнаруживается свечение хитиновых веретен в клетках гемоцеля (Рис. 4.2.13 C, отмечено наконечником стрелки). На ультраструктурном уровне эти клетки не изучены.

Клетки эпидермиса апикальной части цераты содержат множество вакуолей с хитиновыми веретенами, которые вытесняют все остальные органеллы клетки (Рис. 4.2.13 D). В одной вакуоли может находиться не одно, а несколько хитиновых веретен (Рис. 4.2.13 D1). Ядро, сдавленное вакуолями, находится в центре клетки или базально.

Книдопор на фиксированном материале не выражен.

4.2.3. Семейство Facelinidae

4.2.3.1. *Pteraeolidia semperi* (Рис. 4.2.14 A)

Книдосак вытянутый, длина его составляет около 220 мкм, максимальная ширина – около 80 мкм (Рис. 4.2.14 B). Книдосак имеет очень мощную мышечную обкладку, образованную переплетением мышечных пучков, идущих в различных направлениях, толщина мышечной обкладки достигает 20 мкм (Рис. 4.2.20 C, E, F). Книдосак подразделяется на две части: расширенную базальную – зона книдофагов, и суженую апикальную – зона

книдопора (Рис. 4.2.14 В). Клептокниды содержатся только в клетках-книдофагах гастродермальной выстилки расширенной части книдосака. Книдофаги представляют собой крупные клетки высотой около 20 мкм, цитоплазма которых дифференцирована на центральную часть, содержащую многочисленные везикулы и большинство клеточных органелл, включая ядро, и периферическую – бедную органеллами (Рис. 4.2.14 С). Для вида *P. semperi* характерно то, что каждый книдофаг содержит только одну нематоцисту. Эта единственная нематоциста помещена в вакуоль, мембрана которой, уплотненная гранулярным материалом со стороны цитоплазмы клетки, тесно прилегает к стенке нематоцисты и различима только в некоторых местах (Рис. 4.2.14 С). Просвет книдосака широкий, электронно-прозрачный, с небольшим количеством микроворсинок и ресничек.

Эпидермис тонкий (6-10 мкм), его клетки содержат большое количество вакуолей с хитиновыми веретенами, которые ярко светятся при исследовании в конфокальном микроскопе белым цветом (Рис. 4.2.14 G). Книдопор на фиксированном материале хорошо различим в виде широкой воронки на вершине цераты (Рис. 4.2.14 F).

Особенностью данного вида является наличие гастродермальных тяжей, содержащих зооксантеллы. На проходящем по оси цераты отростке пищеварительной железы (ниже книдосака) периодически располагаются вздутия. От этих вздутий под прямым углом, пересекая гемоцель, отходят тонкие гастродермальные каналы (Рис. 4.2.14 В). Достигая стенки тела, они дают начало еще более тонким гастродермальным тяжам, идущим в апикальную и базальную части цераты (Рис. 4.2.14 В). Терминальные гастродермальные тяжи имеют толщину 7–9 мкм, просвет в них отсутствует (Рис. 4.2.14 D). Гастродермальные тяжи прилегают к слою мускулатуры, подстилающей эпидермис, проникают между мышечными пучками и иногда прилегают изнутри к базальной пластинке эпидермиса. Гастродермальные клетки этих каналов содержат в цитоплазме многочисленные зооксантеллы, часто образующие скопления по 8-10 клеток во вздутиях гастродермальных

тяжей (Рис. 4.2.14 G, H). Зооксантеллы представляют собой округлые клетки, диаметр которых составляет 7–8 мкм. Каждая зооксантелла находится в фагоцитарной вакуоли (Рис. 4.2.14 D). В живом состоянии зооксантеллы окрашены в желто-бурый цвет (что характерно для динофлагеллят, которые чаще всего являются симбионтами различных морских беспозвоночных). Благодаря этому и сами цераты, собранные в пучки на спинной стороне моллюска, также окрашены в оттенки бурого цвета (Рис. 4.2.14 A).

4.2.3.2. *Muja longicornis* (Рис. 4.2.15 A)

В отношении данного вида мы располагаем только данными оптической микроскопии с использованием полутонких срезов и данными конфокальной лазерной сканирующей микроскопии. Книдосак овальный, постепенно сужающийся к апикальному концу (Рис. 4.2.15 B). Длина книдосака – около 80 мкм, максимальная ширина – около 40 мкм. Мышечная обкладка книдосака очень тонка, не более 1,5 мкм (Рис. 4.2.15 F). Выстилка книдосака представлена недифференцированными клетками, которые располагаются в основании книдосака вблизи сфинктера, отделяющего последний от дивертикула пищеварительной железы (Рис. 4.2.15 E). Большую часть выстилки книдосака составляют книдофаги. Книдофаги – это очень крупные клетки - до 35 мкм в диаметре (Рис. 4.2.15 B, C). На полутонких срезах книдофаги выглядят как клетки с абсолютно прозрачной цитоплазмой, в которой находятся многочисленные нематоцисты. В базальной части книдофага в островке плотной цитоплазмы располагается ядро с крупным центральным ядрышком. Нематоцисты двух типов: крупные (они достигают в длину 15 мкм) и мелкие (около 3 мкм), крупные возможно относятся к эврителлам, но по полутонким срезам определить тип нематоцист достаточно затруднительно (Рис. 4.2.15 C, D, F). В одном книдофаге на полутонком срезе обнаруживается не более 3-х крупных книд и до 10 мелких. Расположение нематоцист в цитоплазме книдофага не обнаруживает упорядоченности. Просвет книдосака щелевидный, на полутонких срезах он выглядит заполненным плотным материалом (Рис. 4.2.15 C).

Эпидермис вершины цераты содержит многочисленные вакуоли с хитиновыми веретенами, которые ярко светятся белым цветом при исследовании в конфокальном лазерном сканирующем микроскопе при окрашивании CalcoFluor (Рис. 4.2.15 F). Книдопор на фиксированном материале выглядит как едва заметное вдавление апикального эпидермиса цераты (Рис. 4.2.15 С).

4.2.4. Семейство Myrrhinidae

4.2.4.1. *Phyllodesmium poindimiei* (Рис. 4.2.16 А)

В отношении данного вида мы располагаем только данными по строению кнidosака, полученными с применением конфокального лазерного сканирующего микроскопа. Кнidosак изученного вида представляет собой тонкостенный мешочек овально-яйцевидной формы длиной около 60 мкм и шириной около 50 мкм (Рис. 4.2.16 В). Мышечная обкладка кнidosака очень тонка и, судя по слабому свечению при окрашивании красителем Phalloidin, практически не отличается от таковой на поверхности кишечного дивертикула. Клептокниды отсутствуют как в выстилке кнidosака, так и в клетках выстилки кишечного дивертикула. К такому заключению приводит исследование в конфокальном лазерном сканирующем микроскопе с применением красителя CalcoFluor. При использовании этого красителя белым цветом светятся структуры, содержащие хитин. На продольных оптических срезах через апикальную часть цераты видно яркое свечение хитиновых веретен в эпидермисе, но полностью отсутствует такое свечение в гастродермальной выстилке кнidosака и кишечного дивертикула (Рис. 4.2.16 В). Книдопор не заметен. Филлодесмиумы питаются восьмилучевыми кораллами, но, по-видимому, утратили способность к отбору и использованию клептокнид.

4.2.4.2. *Hermisenda crassicornis* (Рис. 4.2.17 А)

В отношении данного вида мы располагаем только полутонкими срезами, исследованными с помощью светового микроскопа. Кнidosак сильно вытянутый, конический, длиной около 120 мкм и максимальной шириной около 50 мкм (Рис. 4.2.17 В). Толщина мышечной обкладки достигает 10 мкм (Рис. 4.2.23 С). Кнidosак типичного строения, но в силу отсутствия электронно-микроскопических данных, мы не можем охарактеризовать недифференцированные клетки, которые располагаются в базальной зоне кнidosака. На большей части своего протяжения кнidosак выстлан

книдофагами (Рис. 4.2.17 В, С). Книдофаги - вздутые клетки диаметром около 15 мкм. В книдофаге различается прозрачная (вероятно, вакуолизированная) базальная часть и плотная апикальная часть, в которой располагаются немацисты (Рис. 4.2.17 С, D). В одном книдофаге обычно находится одна крупная эвритела и множество мелких мастигофор (Рис. 4.2.17 С, D). Апикальная зона книдофага протяженностью около 25 мкм лишена книдофагов и выстлана тонким уплощенным гастродермальным эпителием (Рис. 4.2.17 D). В этой зоне в книдосаке имеется хорошо выраженный просвет диаметром от 15 до 10 мкм (Рис. 4.2.17 D). В остальной части книдосака просвет практически не выражен. Просвет заполнен гомогенным материалом средней плотности (Рис. 4.2.17 D). На световом уровне никаких структур в просвете различить не удастся. Сравнивая картину, которая видна на срезах *H. crassicornis* с данными по другим видам (в отношении которых мы располагаем данными как по световой, так и по электронной микроскопии) можно предполагать, что просвет заполнен микроворсинками гастродермальных клеток.

Эпидермис содержит многочисленные вакуоли (Рис. 4.2.17 D), которые, скорее всего, представляют собой вакуоли с хитиновыми веретенами.

На срезах, сделанных через фиксированные цераты хорошо виден книдопор. Это цилиндрический канал между разошедшимся на вершине цераты эпидермисом шириной 8-10 мкм (Рис. 4.2.17 D).

5. Обсуждение

5.1 Методологические аспекты изучения квидосаков и сопряженных структур

В диссертационной работе использован комплексный подход к исследованию биологического явления клеточной квидии на различных уровнях организации – ультраструктурном, гистологическом, анатомическом, морфологическом. Наше исследование демонстрирует, что современные методы (конфокальная лазерная сканирующая микроскопия, КЛСМ), а также классические электронно-микроскопические методы (трансмиссионная электронная микроскопия, ТЭМ) обеспечивают лучшее разрешение при визуализации структурных элементов внутри квидосака по сравнению с традиционными гистологическими методами. К преимуществам КЛСМ относятся (1) высокое разрешение оптических срезов таких сложных и крупных структур, как квидосак; и (2) менее трудоемкие протоколы, нежели те, что используются при подготовке гистологических срезов. Кроме того, на сегодняшний день доступно множество флуоресцентных красителей, которые, в совокупности с возможностями иммуноцитохимических методов, помогают визуализировать отдельные структурные элементы квидосака, такие как мускулатура (окраска на актин), нервные элементы (мечение антителами к распространенным нейропептидам и тубулину) (Рис. 4.1.11; 4.1.16), ядра (Рис. 4.1.11; 4.1.16), области биосинтеза хитина (Рис. 4.1.5), а также выявить области с высокой пролиферационной активностью (Рис. 4.1.17). Сходные методы были успешно использованы при изучении морфологии и локализации клеточной квидии у турбеллярий *Microstomum* (Khrone, 2018). При помощи окрашивания флуоресцентными красителями нами также были успешно визуализированы нематоциты в квидосаках (Рис. 4.2.3 С; 4.2.9 С) некоторых голожаберных моллюсков. В случае *Aeolidia papillosa* нематоциты были визуализированы при использовании 10-кратной концентрации ядерного красителя DAPI, согласно протоколу (Szczepanek et al., 2002). Нематоциты в квидосаках некоторых представителей Fionidae s.l. в свою очередь хорошо

окрашивались красителем Calcofluor White на аморфный хитин, что очевидно является следствием наличия хитина в стенке капсулы нематоцисты (Vandepas, 2018). Кроме того, нами показано, что данные, полученные с помощью ТЭМ подтверждают результаты полученные с помощью как КЛСМ, так и гистологических исследований. Применение интегративного подхода к изучению кнidosаков с помощью методов гистологии, иммуноцитохимии и ТЭМ обеспечивает более целостное понимание морфологии и функционирования кнidosаков и позволяет на высоком уровне детектировать мельчайшие эволюционные и адаптивные изменения кнidosаков при переходе моллюсков на новые объекты питания.

5.2 Семейство *Aeolidiidae*

5.2.1 Особенности строения кнidosака *Aeolidia papillosa*

Наши результаты показывают, что кнidosак *Aeolidia papillosa* представляет собой гораздо более сложную структуру, нежели предполагалось ранее на основании исследования строения кнidosаков различных видов моллюсков (Goodheart et al., 2018). Согласно большинству предшествующих исследований (Glaser, 1910; Edmunds, 1966; Kälker & Schmekel, 1976), кнidosак *A. papillosa* состоит из двух зон: проксимальной зоны дифференцировки (или зоны пролиферации) и дистальной зоны книдофагов. Наши данные подтверждают результаты Goodheart et al. (2018) о наличии узкого ресничного канала, соединяющего пищеварительную железу и кнidosак (Рис. 4.1.5 С; 4.1.6). Выстилка этой зоны представлена недифференцированными эмбриональными ресничными клетками. Такая же эпителиальная выстилка наблюдалась в зоне пролиферации (Рис. 4.1.6). Ультраструктура этих клеток (гомогенная цитоплазма, с небольшим количеством специфических включений) свидетельствует о низком уровне их дифференцировки (Рис. 4.1.6). В то же время мечение EdU показывает высокий уровень пролиферативной активности этих клеток как в реснитчатом канале, так и в зоне пролиферации (Рис. 4.1.17).

Выстилка кнidosака *Aeolidia papillosa* представлена двумя типами клеток: книдофагами и интерстициальными клетками, причем в зоне книдофагов имеются оба типа (Рис. 4.1.8; 4.1.9; 4.1.10). Хотя ряд исследователей указывали на наличие интерстициальных клеток в кнidosаках различных видов эолид, включая *A. papillosa* (Glaser, 1910; Edmunds, 1966; Kälker & Schmekel, 1976; Martin et al., 2003), их ультраструктурные особенности оставались неизвестными, а возможные функции либо были спекулятивными, либо не были обсуждены вовсе. Предположение о том, что интерстициальные клетки являются специфическими «эмбриональными» клетками, замещающими погибшие книдофаги (Glaser, 1910), не подтверждается нашими данными, поскольку в зоне книдофагов не наблюдалось пролиферативной активности (Рис. 4.1.17). Интерстициальные клетки представляют собой дифференцированные функциональные клетки со специфической ультраструктурой: эти узкие клетки чередуются с книдофагами и несут многочисленные вакуоли с хитиновыми гранулами. Вероятно, они несут опорную функцию для слоя книдофагов, а наличие хитиновых гранул может свидетельствовать об их защитной функции против выстреливания нематоцист (Рис. 4.1.9 А, В).

Книдофаги *A. papillosa* также демонстрируют несколько специфических ультраструктурных особенностей. Клептокниды в книдофагах собраны в группы и окружены многочисленными везикулами (Рис. 4.1.8), в то время как окружающий слой цитоплазмы электронно-прозрачный, в нем отсутствуют какие-либо клеточные органеллы. Это хорошо видно даже на гистологических срезах. Такая же структура показана для *Spurilla neapolitana* (см. Greenwood, Mariscal, 1984), филогенетически близкой к *A. papillosa*. Причины такой цитоплазматической дифференцировки остаются малоизученными. Вероятно, плотная упаковка клептокнид обеспечивает более эффективное и совместное выстреливание при выбрасывании нематоцист из кнidosака (Greenwood & Mariscal, 1984).

Просвет кнidosака в зоне книдофагов у *A. papillosa* и ряда других видов (см. ниже) заполнен микроворсинками и ресничками (Рис. 4.1.8 В). Гринвуд и Марискаль (Greenwood & Mariscal, 1984), исследовавшие строение кнidosаков *S. neapolitana*, предполагали, что микроворсинки используются для захвата нематоцист. Это предположение представляется нам маловероятным. Дело в том, что у *A. papillosa* и книдофаги, и интерстициальные клетки в равной степени оснащены длинными микроворсинками. В то же время клеточкниды содержатся только в клетках-книдофагах и отсутствуют в интерстициальных клетках. Вероятно, длинные микроворсинки, заполняющие просвет вместе с ресничками, выполняют другую функцию. И микроворсинки, и реснички ориентированы одинаково в направлении книдопора. Мы предполагаем, что такая ориентация микроворсинок и ресничек заставляет нематоцисты в процессе выстреливания двигаться в просвете кнidosака одном направлении, а именно в сторону книдопора.

Нами была детально описана ультраструктура апикальной зоны (зона книдопора) кнidosака *Aeolidia papillosa*. Кэлкер и Шмекель (Kälker, Schmekel, 1976) предполагали, что эта зона несет слой недифференцированных клеток, которые заменяют утраченные книдофаги после выбрасывания нематоцист. Однако Гудхарт и др. (Goodheart et al., 2018), отмечая наличие такой зоны у *A. papillosa* и некоторых других Aeolidiidae, предполагали, что клетки этой зоны не участвуют в восполнении пула книдофагов. Результаты нашего исследования, основанные на мечении пролиферирующих клеток с помощью EdU, показывают, что пролиферативная активность в зоне книдопора отсутствует. По результатам изучения ультратонких срезов нами было показано, что клеточный слой представлен дифференцированными эпителиальными клетками, несущими длинные микроворсинки (Рис. 4.1.12). Ультраструктура этих клеток обнаруживает значительное сходство с ультраструктурой интерстициальных клеток. Клетки зоны книдопора отличаются как от книдофагов, так и от недифференцированных клеток зоны пролиферации. Поскольку данные клетки содержат многочисленные вакуоли

с хитиновыми гранулами, мы предполагаем, что они выполняют защитную функцию при выстреливании клептокнид, предохраняя ткани кнidosака от повреждения стрекательными нитями. Многочисленные микроворсинки, ориентированные к вершине кнidosака, вероятно, обеспечивают однонаправленный поток нематоцист во время выбрасывания клептокнид.

5.2.2 Процесс выстреливания кнidosака *Aeolidia papillosa*

Процесс выбрасывания нематоцист из кнidosака остается малоизученным. Ранее высказывалось предположение, что выстреливание кнidosака связано с сокращением его мускулатуры, контролируемым нервной системой (Greenwood & Mariscal, 1984; Goodheart & Bely, 2017).

Кнidosак *A. papillosa* имеет мощную мышечную обкладку, включающую кольцевую и продольную мускулатуру (см. раздел 4.1.3). Мускулатура кнidosака богато иннервирована (см. раздел 4.1.8). Эпидермис апикальной части цераты также подстлан мощной мускулатурой (см. раздел 4.1.1.). Мускулатура кнidosака и мускулатура, подстилающая эпидермис апикальной части цераты богато иннервированы (см. раздел 4.1.8). В состав эпидермиса апикальной части цераты входят чувствующие клетки (см. раздел 4.1.1.).

Сравнение строения выстрелившего и невыстрелившего кнidosака позволяет считать, что механизм срабатывания кнidosака основан на сокращении мускулатуры, которая контролируется нервной системой. При этом за счет сокращения мышечной обкладки кнidosака происходит выдавливание клептокнид из просвета кнidosака. За счет сокращения мускулатуры, подстилающей эпидермис, происходит формирование книдопора на вершине цераты, который, по сути, представляет собой область, где клетки эпидермиса расходятся, и формируется временный канал между просветом апикальной части кнidosака и внешней средой. Микроскопические исследования показывают, что на апикальном конце цераты базальная пластинка эпидермиса истончается, что облегчает формирование книдопора. Обилие вакуолей с хитиновыми веретенами в составе клеток эпидермиса

апикальной части цераты имеет защитное значение, как это предполагали некоторые авторы (Henneguay, 1925; Graham, 1938; Martin, Walther, 2002). При выстреливании нематоцист хитиновые веретена выходят из клеток и образуют своего рода барьер, защищающий клетки эпидермиса.

В литературе нет единого мнения о том, как происходит высвобождение клептокнид. Ряд авторов предполагали, что в процессе выстреливания происходит частичная дезинтеграция гастродермального эпителия кнidosака, при которой клетки-книдофаги утрачивают связь с базальной пластинкой, оказываются в просвете нидосака и затем выбрасываются через книдопор вместе с клептокнидами (Kälker & Schmekel, 1976; Greenwood & Mariscal, 1984; Martin et al., 2009). При этом книдофаги повреждаются и нематоцисты срабатывают после контакта с морской водой.

В отношении механизма выбрасывания клептокнид можно предположить две возможности:

- первая состоит в том, что книдофаги, прилегающие к зоне книдопора, повреждаются при мышечных сокращениях обкладки кнidosака, частично или полностью разрушаются, и высвобожденные группы клептокнид выдавливаются на поверхность цераты вместе с клеточным детритом;

- вторая состоит в том, что клептокниды выбрасываются в просвет кнidosака из книдофагов без значительных повреждений последних, далее движутся, направляемые микроворсинками и ресничками в сторону книдопора, и выдавливаются из него во внешнюю среду.

По нашим данным у *A. papillosa* в выстрелившем кнidosаке нет признаков разрушения слоя книдофагов, а в воронке книдопора нет клеточного детрита, который неизбежно выдавливался бы вместе с нематоцистами, если бы книдофаги разрушались (Рис. 4.1.16 В). Таким образом, результаты нашего исследования подтверждают второй из двух возможных механизмов.

Отметим, что некоторыми исследователями также предполагалось, что из кнidosака *S. neapolitana* (близкий вид к *A. papillosa*) выбрасываются только

кластеры клеточек, а не полностью книдофаги (Conklin & Mariscal, 1977; Cargo & Burnett, 1982). Гринвуд и Марискал (Greenwood, Mariscal, 1984) отмечали наличие в цитоплазме книдофага особых апикальных везикул вокруг клеточек *S. neapolitana* и предполагали, что эти везикулы могут играть какую-то роль в перфорации апикальной плазмолеммы книдофага при выбрасывании клеточек в просвет книдосака. Строение клеток-книдофагов у *A. papillosa* весьма сходно с таковым у *S. neapolitana*. У *A. papillosa* клеточки также окружены скоплением везикул. Возможно, эти везикулы, сливаясь с апикальной плазмалеммой книдофага, обеспечивают выход клеточек в просвет книдосака.

Таким образом, в процессе выстреливания книдосака участвуют несколько тканей, происходящих от разных зародышевых листков: это, во-первых, мускулатура мышечной обкладки книдосака и мускулатура, подстилающая эпидермис, - обе мезодермальные по происхождению; во-вторых, это выстилка книдосака, в состав которой входят книдофаги и другие типы клеток, - все они представляют собой клетки гастродермиса, т.е. энтодермальная по происхождению; и в-третьих, эпидермис, за счет расхождения клеток которого формируется книдопор и клетки которого содержат хитиновые веретена, - это эктодермальная по происхождению ткань; разумеется, и нервные пучки следует рассматривать как эктодермальные по происхождению структуры. Книдосак – комплексный орган, в составе которого интегрированы ткани разного происхождения, которые функционируют в тесном взаимодействии друг с другом (Рис. 5.1).

5.2.3 Строение книдосаков представителей семейства Aeolidiidae

В семействе Aeolidiidae оказываются подробно изученными (с применением ТЭМ) только два вида - это подробно описанный выше вид *A. papillosa* и вид *S. neapolitana*. Книдосаки обоих изученных видов семейства Aeolidiidae устроены сходно. Книдосак имеет мощную мышечную обкладку, состоящую из кольцевых и продольных мышц. В выстилке книдосака хорошо выражены три зоны: зона пролиферации, зона книдофагов и зона книдопора.

Выстилка зоны книдофагов включает клетки-книдофаги с крупными стрекательными капсулами – мастигфорами, собранными в конические кластеры, и интерстициальные клетки. Выстилка зоны книдопора образована интерстициальными клетками с длинными микроворсинками (Рис. 4.2.1).

Большинство представителей семейства *Aeolidiidae* питается на морских анемонах. Это относится и к двум изученным видам, объектами питания которых являются актинии. Сходное строение книдосаков двух исследованных видов, вероятно, отражает адаптации к объектам и способам питания. Особенности строения книдосака представителей семейства *Aeolidiidae* так или иначе связаны с использованием специфических нематоцист актиний – крупных мастигфор. Крупные продолговатые мастигфоры образуют конические кластеры в цитоплазме книдофагов. Интерстициальные клетки несут длинные и правильно ориентированные в сторону книдопора микроворсинки. Это позволяет правильно ориентировать крупные продолговатые нематоцисты-мастигофоры в просвете книдосака в процессе выстреливания.

5.3 Строение книдосаков представителей семейства *Fionidae*

5.3.1 Строение книдосаков различных представителей семейства *Fionidae*

Наши результаты показывают, что морфология книдосаков различных видов *Fionidae* соответствуют общему плану строения книдосаков *Aeolidida*: в церате содержится единственный книдосак, соединенный с дивертикулом пищеварительной железы узким каналом. У большинства представителей семейства *Fionidae* книдосак содержит три зоны, различных морфологически и функционально: зона пролиферации, зона книдофагов и книдопора (Рис. 4.2.2 В; 4.2.3 В; 4.2.4 В и тд.). Книдофаги содержат разные типы нематоцист в зависимости от вида стрекательных кишечнополостных, употребляемого в пищу. Хотя мы не обнаружили каких-либо существенных отклонений от общей схемы, некоторые морфологические особенности книдосаков различаются у разных родов семейства *Fionidae*.

Так, например, существенно различаться может толщина мышечной обкладки кнidosака. У некоторых видов, таких как *Catriona columbiana* и *Zelentia pustulata*, кнidosак тонкостенный и слои кольцевой и продольной мускулатуры едва различимы (Рис. 4.2.2 С; 4.2.13 С). У других видов, таких как *Cuthona nana* и *Diaphoreolis viridis*, эти слои хорошо развиты и образуют сеть из разнонаправленных мышечных тяжей (Рис. 4.2.3 С; 4.2.6 D), что было замечено и другими исследователями (Edmunds, 1966; Goodheart et al., 2018). Мы не обнаружили какой-либо корреляции между толщиной мышечной обкладки и типом клептокнид. Гудхарт и др. (Goodheart et al., 2018) предположили, что толщина мышечной обкладки может коррелировать с различной эффективностью ответа при нападении хищника и, по их предположению, она должна отличаться у видов с сигнальной и криптической окраской. Это предположение вступает в противоречие с нашими собственными наблюдениями по биологии некоторых Fionidae. Так, виды, встречающиеся симпатрически на одних и тех же гидроидных полипах и обладающие криптической внешней морфологией, например, *Eubranchus rupium* (Рис. 4.2.8 А) и *Tergipes tergipes* (Рис. 4.2.11 А), имеют различную толщину мышечной обкладки. Толщина мышечной обкладки кнidosака может изменяться с возрастом, как это недавно было показано для *Berghia stephanieae* (Goodheart et al., 2022). В нашем исследовании мы старались использовать вполне выросшие и половозрелые особи, так что наблюдаемые различия в толщине мышечной обкладки кнidosака у разных видов не могут быть объяснены онтогенетической изменчивостью.

Одной из наиболее переменных черт кнidosаков фионид является особенность расположения клептокнид внутри книдофагов. Например, у некоторых видов, таких как *Tergipes tergipes*, *Diaphoreolis viridis*, *Eubranchus odhneri* расположение нематоцист внутри клетки неупорядоченно, а сами нематоцисты заключены в крупные вакуоли (см. Рис. 4.2.11 Е, D; 4.2.6 Н; 4.2.9 F). Другие виды демонстрируют такое расположение клептокнид, когда они расположены очень близко к плазмалемме клетки-, как у видов *Eubranchus*

rupium, *E. pallidus* и *Trinchesia ornata* (см. Рис. 4.2.8 J; 4.2.7 C; 4.2.12 C). У *Zelentia pustulata* клеточники расположены в апикальной, сильно вакуолизированной части клетки-книдофага, обращенной к просвету книдосака (Рис. 4.2.13 E, G). У *Cuthona nana* и *Catriona columbiana* ядро книдосака и большинство органелл расположены в центре клетки, а нематоциты располагаются вокруг этой области, причем они ориентированы крышечкой к клеточной мембране (Рис. 4.2.2 F; 4.2.3 H). У многих видов *Fionidae* не удается обнаружить отчетливой мембраны фагосомной вакуоли, которая имеется, например, у видов *Tergipes tergipes* и *Diaphoreolis viridis*, а также у изученных представителей семейства *Aeolidiidae*. Расположение нематоцитов в книдофагах, вероятно, также не зависит от типа нематоцитов. По крайней мере, *D. viridis*, *Z. pustulata*, *Trinchesia ornata* и виды рода *Eubranchus* отбирают сходные типы нематоцитов (мастигофоры, изоризы, эврителлы), но их положение внутри книдофагов отличается.

Другой вариабельной характеристикой книдосаков *Fionidae* является количество клеточников в книдофагах. У некоторых видов клетки книдофаги невелики по размерам и содержат небольшое число клеточников (не более десятка на одном срезе), как у *Cuthonella hiemalis* и *E. rupium* (Рис. 4.2.4 I; 4.2.8 J). У других видов книдофаги представляют собой очень крупные клетки с несколькими десятками нематоцитов на клетку, как у *E. odhneri* (Рис. 4.2.9 F). У *Tergipes tergipes* книдофаги также крупные и содержат многочисленные нематоциты (Рис. 4.2.11 E, F), однако у этого вида значительное число нематоцитов (помимо тех, что обнаруживаются в цитоплазме книдофагов), в просвете книдосака, хотя последний явно находится в невыстрелившем состоянии (Рис. 4.2.11 F). Можно было бы предположить, что количество клеточников в книдосаке коррелирует с размером моллюска, - чем больше моллюск, тем больше он съедает книдарий и тем больше у него клеточников. Однако *Cuthonella hiemalis*, *Diaphoreolis viridis*, *Zelentia pustulata* и *Eubranchus odhneri* имеют примерно одинаковый размер и книдосаки у них – близкого размера и строения, но количество нематоцитов в их книдофагах различается.

Количество клеточек, разумеется, должно быть связано с интенсивностью питания. И действительно, у недавно питавшихся животных количество нематоцитов может быть больше, чем у голодающих в течение продолжительного времени (Goodheart et al., 2022).

Степень развитости просвета кнidosака (люмена) может сильно различаться у разных видов семейства Fionidae, но функциональное значение этих различий объяснить нелегко. Обычно просвет очень большой у видов с крупными объемными книдофагами, такими как у *Tergipes tergipes* (Рис. 4.2.11 С) и *Zelentia pustulata* (Рис. 4.2.13 Е), которые содержат большое число нематоцитов на одну клетку-книдофаг. Виды с небольшим количеством нематоцитов на одну клетку-книдофаг и дополнительными типами клеток обычно имеют очень небольшой просвет кнidosака, как у *Eubbranchus ruriium* (Рис. 4.2.8 Е) и *Cuthonella hiemalis* (Рис. 4.2.4 Е, F). Это может означать, что большой объемный просвет является характерной чертой видов с большим количеством нематоцитов, поскольку увеличенный люмен может служить дополнительным пространством для их накопления. Косвенно эту гипотезу подтверждают данные о строении кнidosака у видов, утративших способность к отбору нематоцитов, но сохраняющих кнidosак с вакуолизованными пустыми книдофагами (например, представители рода *Phyllodesmium*, см. ниже), у таких видов просвет кнidosака отсутствует. Однако этот вопрос явно требует дополнительного изучения, так как есть и другие примеры кнidosаков с большим количеством нематоцитов, но чрезвычайно малым просветом (например, *Catriona columbiana*).

5.3.2 Клетки гемоцеля в области кнidosака у голожаберных моллюсков семейства Fionidae

Разнообразие структуры кнidosаков у Fionidae *s.l.* связано с разнообразием типов клеток в гастродермальной выстилке этого органа. Большинство исследованных видов имеют только книдофаги в качестве основного типа клеток выстилки кнidosака. Однако у *Eubbranchus ruriium* и *Cuthonella hiemalis* мы обнаружили клетки, окружающие книдофаги и не

содержащие клеточники (Рис. 4.2.4 Н). Возможно, эти клетки являются книдофагами, но не содержат нематоцист из-за их недостаточного количества в пище (или при недостатке пищи). Такие же по строению (и не содержащие нематоцист) клетки выстилают книдосак в зоне книдопора. Вероятно, интерстициальные клетки представителей семейства Fionidae соответствуют интерстициальным клеткам *A. papillosa*. У последнего вида эти клетки также не имеют нематоцист, но в дополнение содержат гранулярный хитин. У *Eubranchus rupium* и *Cuthonella hiemalis* клетки выстилки книдосака в зоне книдопора не содержат нематоцист, но не содержат и гранулярный хитин (Рис. 4.2.5 F; 4.2.8 E).

В случае *Cuthonella hiemalis* мы также обнаружили в составе выстилки книдосака весьма специфические клетки с зернистыми электронно-плотными включениями в многочисленных вакуолях (Рис. 4.2.5 Н, I). Клетки подобного строения встречаются за пределами книдосака в дивертикулах пищеварительных желез. Функция этих клеток и природа электронно-плотных зернистых соединений пока остаются неизвестными, но их присутствие как в книдосаке, так и в дивертикулах пищеварительной железы может указывать на участие выстилки книдосака как части гастродермальной выстилки в процессах, происходящих во всей пищеварительной системе. В отличие от *Eubranchus rupium* и *Cuthonella hiemalis* у большинства изученных представителей семейства Fionidae строение области книдопора другое: выстилка книдосака состоит здесь из книдофагов с нематоцистами. Гастродермальная выстилка книдосака здесь тесно прилегает к эпидермису, базальные пластинки в этой зоне истончаются.

Строение книдопора у представителей семейства Fionidae было изучено на фиксированном материале без проведения экспериментов по стимуляции выстреливания книдосака, как это предпринималось в отношении *A. papillosa*. Тем не менее, на срезах самой апикальной части цераты в ряде случаев имеются выраженные модификации строения. В случае *Cuthona nana*, *Catriona columbiana* и *Trinchesia ornata* на апикальном конце цераты мы

обнаружили хорошо выраженную инвагинацию эпидермиса в зоне книдопоре. У *Diaphoreolis viridis* и *Trinchesia ornata* в области книдопора имеется инвагинация эпидермиса, формирующая настоящий канал, связывающий апикальную часть книдосака с внешней средой (Рис. 4.2.6 С, D. Рис. 4.2.12 В).

В литературе имеются сведения о наличии особых клеток (*cellules speciale*) в гемоцеле апикальной части папилл у ряда представителей семейства Fionidae (см. Edmunds, 1966; Schmekel, 1972). Мы также обнаружили эти клетки у некоторых исследованных нами видов. Эти необычные клетки расположены в гемоцеле рядом с пищеварительной железой и книдосаком, каждая клетка имеет гранулированную цитоплазму и большое ядро, ее цитоплазма хорошо окрашивается ядерными красителями (Рис. 4.2.18). Предполагалось, что они являются запасными клетками (Edmunds, 1966) или играют роль в белковом обмене (Schmekel, 1972). Предположение Эдмундса (Edmunds, 1966) о том, что эти клетки выполняют запасующую функцию, основано на их связи с дивертикулами пищеварительных желез. В экспериментальных условиях удалось показать, что количество этих клеток увеличивается после кормления моллюсков (Rudman, 1981, 1991). Шмекель (Schmekel, 1972) первой изучила ультраструктуру этих клеток и не обнаружила в них запасующих вакуолей, таким образом поставив под вопрос их возможную запасующую функцию. Высокая плотность и количество гранулярного эндоплазматического ретикулума позволяют предположить, что эти клетки обладают высокой синтетической активностью. Возможно, эти клетки синтезируют компоненты содержимого гемоцеля моллюсков

К настоящему времени *cellules speciale* обнаружены у разных видов Fionidae (Edmunds, 1991), а также у некоторых представителей Aeolidiidae, Facelinidae и Myrrhinidae (Rudman, 1981; 1982; Burghardt, Wägele, 2004). Для решения вопроса о том, что за белки (если это белки) продуцируются в гранулярном эндоплазматическом ретикулуме Белки, продуцируемые гранулярным эндоплазматическим ретикулумом *cellules speciale*, могут быть

идентифицированы в исследованиях транскриптов гемоцеля, что может стать задачей будущих исследований.

Уникальной особенностью большинства исследованных Fionidae, за исключением представителей рода *Eubranchus*, является наличие в гемоцеле клеток, содержащих вакуоли с хитиновыми гранулами. Эти клетки обычно обнаруживаются при окрашивании CalcoFluor White на аморфный хитин с использованием КЛСМ (Рис. 4.2.14 G), но также обнаружены и на ультратонких срезах, изученных с помощью ТЭМ. Поскольку эпидермальные клетки *Cladobranchia* содержат большое количество хитиновых гранул, можно предположить, что эти клетки как-то связаны с эпидермисом. Однако в наших исследованиях мы не обнаружили никакой связи этих клеток с эпидермисом. Накопление и использование хитиновых гранул в эпителии голожаберных моллюсков считается защитным механизмом от повреждений выстрелившими нематоцистами книдарий (Martin et al., 2007), однако функция хитин-содержащих клеток в гемоцеле не ясна. Интересно отметить, что клетки с хитиновыми гранулами нередко обнаруживаются рядом с *cellules speciale*, что указывает на то, что они могут обладать взаимосвязанной активностью.

5.3.3 Корреляция морфологии книдосаков с питанием моллюсков семейства Fionidae

Обнаруженное разнообразие в тонкой морфологии книдосаков представителей семейства Fionidae коррелирует с разнообразием морфологии радул и пищевых предпочтений каждого вида. Предположение о том, что типы отбираемых нематоцист могут определять черты морфологии книдосаков, уже высказывалось ранее (Goodheart et al., 2018). Нематоцисты поступают в пищеварительный тракт моллюсков вместе с тканями съеденных жертв, следовательно, строение книдосаков в той или иной степени должно зависеть от состава пищи и способа питания.

Так, представители семейства Aeolidiidae специализируются на питании актиниями и некоторыми другими шестилучевыми кораллами, и отбирают мастигофоры – чрезвычайно длинные и узкие нематоцисты, достигающие 10-

15 мкм длины. Книдосаки Aeolidiidae содержат специфические интерстициальные клетки с многочисленными гранулами хитина; эти клетки окружают книдофаги и выстилают канал книдопора, и возможно, хитиновые гранулы служат для защиты выстилки книдосака от поражения клептокнидами. Для Aeolidiidae характерны чрезвычайно длинные параллельно идущие микроворсинки, ориентированные одинаковым образом в сторону книдопора и целиком заполняющие просвет книдосака. Микроворсинки не позволяют палочковидным мастигофорам ориентироваться в просвете книдосака иначе, как вдоль оси этого органа, и направляют их движение только в одну сторону – в сторону книдопора.

У представителей семейства Fionidae не удается выявить четкой корреляции между типами клептокнид и специфическими признаками книдосаков. Виды с одинаковыми объектами питания и похожим набором клептокнид демонстрируют различия в строении книдосака и ультраструктуре клеток его выстилки. Это справедливо, например, для *Tergipes tergipes* и *Eubranchus rufium*. Оба вида питаются на гидроидном полипе *Obelia longissima*, оба вида секвестрируют стрекательные капсулы жертвы – мастигофоры и изоризы. *T. tergipes* имеет большое количество клептокнид в просвете книдосака, книдофаги этого вида содержат большое число клептокнид (до 40 на срезе через одну клетку-книдофаг), а интерстициальные клетки в составе выстилки книдосака отсутствуют. *E. rufium* имеет меньшее число клептокнид в книдофагах (менее 15 на срезе через одну клетку), в просвете книдосака нематоцисты отсутствуют, а в составе выстилки книдосака присутствуют интерстициальные клетки, не содержащие нематоцисты. Эти различия, скорее всего, связаны с тем, что *T. tergipes* питается щупальцами полипов и почками формирующихся полипов, то есть теми частями колонии, для которых характерна высокая концентрация нематоцист, тогда как *E. rufium* избегает поедания самих полипов, а питается на междуузлиях колонии гидроидов, которые содержат лишь небольшое количество зрелых или незрелых нематоцист (см. Mikhlina et al.,

2020; Ekimova et al., 2022). Подобное явление характерно для представителей рода *Cuthonella*, которые прокалывают перисарк колонии Hydrozoa и захватывают мягкие ткани (см. Ekimova et al., 2022); их кнidosоки также содержат относительно небольшое количество клеточных книд, а в состав выстилки кнidosока входят интерстициальные клетки. *Diaphoreolis viridis* и *Trinchesia ornata* питаются мягкими тканями полипов, их радулы сходного строения и не приспособлены к просверливанию или прогрызанию гидротеки (Ekimova et al., 2022). Кнidosоки обоих видов имеют сходную форму и размеры, имеют хорошо выраженный книдопор, демонстрируют сходство в тонком строении клеток-книдофагов и расположении нематоцист в цитоплазме (Рис. 4.2.6, Рис. 4.2.12).

Интересно отметить корреляцию, которая существует между узким или широким спектром питания и тонкими особенностями строения клеток-книдофагов в составе выстилки кнidosоков. Среди исследованных видов моллюсков есть чрезвычайно узкоспециализированные виды, которые питаются только на определенном роде гидроидных полипов. Так, *Cuthona nana* питается на видах рода *Hydractinia*, *Catriona columbiana* поедает гидроидных полипов рода *Tubularia*, тогда как для *Zelentia pustulata* объектами питания служат представители рода *Halecium* (см. Ekimova et al., 2022). Для всех трех видов моллюсков характерно очень упорядоченное расположение нематоцист внутри цитоплазмы клеток-книдофагов. У *Cuthona nana* нематоцисты расположены по кругу вокруг области цитоплазмы содержащей ядро и большинство органелл (Рис. 4.2.3). У *Catriona columbiana* клеточные книды внутри клетки ориентированы по кругу вокруг области цитоплазмы, содержащей ядро, и при этом нематоцисты обращены крышечками к клеточной мембране книдофагов (Рис. 4.2.2). Что касается *Z. pustulata*, то у этого вида нематоцисты собраны в апикальной части книдофага, примыкающей к просвету кнidosока (Рис. 4.2.13). В то же время *Diaphoreolis viridis* демонстрирует широкие пищевые предпочтения (см. Ekimova et al.,

2022), и книдофаги этого вида характеризуются неупорядоченным расположенные клеткокнид разного типа (Рис. 4.2.6.).

5.4 Адаптации к отбору нематоцист и их эволюционная роль

5.4.1 Потеря функционирующих книдосаков у представителей семейства Fionidae

Моллюски семейства Fionidae демонстрируют случаи потери функционирующих книдосаков, как это произошло у представителей родов *Phestilla*, *Calma* и *Fiona* (Goodheart et al., 2018). Судя по тем данным, которые существуют относительно филогенетических отношений Nudibranchia (см. ресурс MolluscaBases, 2022), весьма вероятно, что потеря функционирующих книдосаков у представителей трех упомянутых родов произошла независимо. Гудхарт и др. (Goodheart et al., 2018) на основе исследований, проведенных на видах, которые были определены как *Tergipes tergipes* и *T. antarcticus*, пришли к выводу об отсутствии функционирующих книдосаков у представителей рода *Tergipes*. Однако, согласно результатам нашей работы *Tergipes tergipes* имеет хорошо развитый книдосак, книдофаги которого содержат клеткокниды (Рис. 4.2.11). Таким образом, мы можем заключить, что в роде *Tergipes* имеются виды с нормально развитым и функционирующим книдосаком и виды с нефункционирующими книдосаками, которые не содержат клеткокнид. Это может свидетельствовать о том, что потеря способности к клеткокнидии может происходить даже в пределах одного рода.

Потеря способности к отбору нематоцист связана с переходом либо на не-книдарный источник пищи, либо на те виды Cnidaria, которые не имеют определенных типов стрекательных капсул. Так, представители рода *Calma* питаются рыбьей икрой (Calado, Urgorri, 2002), а объектом питания *Fiona pinnata* служат усоногие ракообразные из рода *Lepas* (Willan, 1979). В то же время большинство видов рода *Phestilla* питаются склерактиниевыми кораллами, за исключением вида *Phestilla chaetoptera*, ассоциированного с многощетинковыми червями рода *Chaetopterus* (Ekimova et al., 2019).

Поскольку в спектр питания большинства *Phestilla* входят кишечнополостные, редукция способности к клептокнидии у представителей этого рода на первый взгляд выглядит необъяснимым явлением. Тем не менее, стоит учесть, что представители рода *Phestilla* питаются склерактиниевыми кораллами, содержащими только спироцисты (Schmidt, 1979). По-видимому, голожаберные моллюски не секвестируют спироцисты, поскольку этот тип стрекательных капсул бесполезен для защиты животного. Единственным исключением является вид *Phestilla melanobranchia*, питающийся склерактиниевыми кораллами рода *Tubastrea*, в кишечке которых входят изоризы, мастигофоры и амастигофоры (Picciani et al., 2011). Тем не менее, у *Phestilla melanobranchia* также отсутствуют клептокниды (Goodheart et al., 2018). Попытка реконструкции эволюции рода *Phestilla* приводит к выводу, что первичным объектом питания этих моллюсков являются склерактиниевые кораллы рода *Porites*, у которых в кишечке есть только спироцисты (Fritts-Penniman, 2020). Таким образом, возможно предположить, что моллюски рода *Phestilla*, питаясь на склерактиниевых кораллах рода *Porites*, утратили способность к клептокнидии, а вид *Phestilla melanobranchia* перешел к питанию на кораллах *Tubastrea* с богатым кишечком, но способность к клептокнидии не восстановилась. Специальные исследования показывают, что моллюски рода *Phestilla* способны к отбору вторичных метаболитов из тканей добычи, которые делают их несъедобными для потенциальных хищников (Putz et al., 2010). Таким образом, у представителей рода *Phestilla* произошла смена защитной стратегии от защиты с использованием клептокнид к защите с использованием вторичных метаболитов (фигурально выразась, «вместо пуль стали использовать отравляющие газы»). Вторичное переключение на объект питания с пригодным для «пулевой» защиты набором стрекательных капсул не привело к отказу от химической защиты в соответствии с законом о необратимости эволюции.

5.4.2. Значение строения кнidosоаков для понимания эволюции внутри семейства Fionidae

Исследования разнообразия объектов питания и механизмов добывания пищи у моллюсков семейства Fionidae имеет значение для понимания процессов эволюции и реконструкции филогенетических отношений внутри семейства (см. Ekimova et al., 2022). К сожалению, строение кнidosоаков не может с той же степенью успешности применяться для понимания процессов эволюции голожаберных моллюсков. Типы клеток в составе выстилки кнidosоака, типы клептокнид, особенности ультраструктуры клеток различных зон кнidosоака и степень развития мышечных слоев могут сильно различаться у представителей разных родов или между видами внутри одного рода (например, внутри рода *Eubranchus*). Тип клептокнид, несомненно, зависит от вида жертвы и также может варьировать в пределах одного рода, как это имеет место внутри родов *Cuthonella* и *Eubranchus*. В ряде случаев небольшие изменения в объектах питания (например, переход к питанию на представителях другого семейства гидроидных полипов без изменения самого механизма питания) приводит к заметным сдвигам в наборе клептокнид. Например, все виды рода *Cuthonella* прокалывают перисарк различных видов гидроидных полипов (Ekimova et al., 2022), но при этом *Cuthonella hiemalis* питается гидроидными полипами семейства Campanulariidae и отбирает изоризы и мастигофоры, тогда как *Cuthonella concinna* использует как объекты питания виды семейства Sertulariidae, и в составе клептокнид в кнidosоаке этого вида нет изориз и присутствуют мастигофоры, но другой формы (Рис. 4.2.4 и Рис. 4.2.5).

Наибольшее разнообразие клептокнид было обнаружено у видов с широким спектром питания (например, у *Diaphoreolis viridis*). Количество и расположение нематоцист в книдофагах может быть сходным у тех видов, которые потребляют одни и те же части добычи, например щупальца полипов (как у *Cuthonella hiemalis* и *Eubranchus rupium*), и, наоборот, строение кнidosоаков и особенности организации клеток-книдофагов могут

существенно различаться у видов моллюсков с одним и тем же объектом питания, но разными пицедобывательными механизмами (как это имеет место, например, у *Tergipes tergipes* и *Eubbranchus rupium*). Эти данные указывают на то, что морфология кнidosаков отражает микроэволюционные изменения в механизмах и объектах питания, что может быть полезным при изучении адаптаций и экологических особенностей на видовом уровне.

5.5. Разнообразие строения кнidosаков представителей семейства *Facelinidae* и *Myrrhinidae*

Семейство *Myrrhinidae* рассматривается как весьма близкое к семейству *Facelinidae* (см. Furfaro et al., 2021). Тем не менее, в строении кнidosаков представителей двух упомянутых семейств имеются существенные отличия. Так, кнidosак *Pteraeolidia semperi* (семейство *Facelinidae*) сформирован очень мощными слоями кольцевой мускулатуры и разделен на три хорошо выраженных зоны (пролиферации, книдофагов, книдопора) (Рис. 4.2.14). В зоне книдофагов у этого вида есть только один тип клеток – собственно книдофаги, при этом в каждом книдофаге содержится единственная клеткокнида (Рис. 4.2.14 С). Зона книдопора представляет собой узкий вытянутый канал с развитой кольцевой мускулатурой, выстилка которого представлена кубическим эпителием с микроворсинками (Рис. 4.2.14 Е). В то же время, у представителя семейства *Facelinidae* *Myja longicornis* (Рис.4.2.15) и представителя семейства *Myrrhinidae* *Hermisenda crassicornis* (Рис. 4.2.17) слои мышечной обкладки кнidosака развиты слабо. Книдофаги обоих упомянутых видов содержат большое число клеткокнид различного типа (Рис. 4.2.15 D). Их расположение неупорядоченно в случае *M. longicornis*, а у *H. crassicornis* нематоциты формируют слой в апикальной части книдофагов (Рис. 4.2.17 В). В обоих случаях зона книдопора выражено слабо. Вероятно, различия в строении кнidosаков в данном случае связаны с особенностями экологии и типом питания данных видов, как это ранее было показано для представителей семейства *Fionidae*.

Представители семейства Myrrhinidae – моллюски вида *Phyllodesmium poindimiei* питаются восьмилучевыми кораллами, и для них характерна потеря способности к отбору клеточек и переход к отбору симбиотических зооксантелл. Книдосак изученных нами экземпляров *P. poindimiei* представляет собой тонкостенный мешочек без деления на функциональные зоны. В нем отсутствуют клеточники, а книдофаги содержат крупные вакуоли с прозрачным содержимым (Рис. 4.2.16). Потеря способности к отбору нематоцист у данного вида может быть связана с теми же причинами, что и в рассмотренном выше случае с представителями рода *Phestilla* из семейства Fionidae, т.е. с отсутствием нематоцист пробивающего типа у их основного объекта питания – восьмилучевых кораллов.

5.6. Особенности отбора и культивирования зооксантелл у голожаберных моллюсков на примере вида *Pteraeolidia semperi*

Представители рода *Pteraeolidia* – это уникальный пример клеточники и симбиоза с зооксантеллами среди голожаберных моллюсков. Большинство видов голожаберных моллюсков вообще не имеют в тканях симбиотических водорослей (Wägele, 2004; Wägele et al., 2010). Среди тех видов, у которых в тканях обнаруживаются зооксантеллы, можно выделить три группы (Rudman, 1982). К первой группе относятся виды, у которых зооксантеллы переживают некоторое время в клетках пищеварительной железы, но используются преимущественно как пищевой ресурс и рано или поздно перевариваются. Ко второй группе относятся виды, у которых с зооксантеллами устанавливаются мутуалистические отношения, при этом зооксантеллы функционируют в клетках пищеварительной железы, фотосинтезируют, но сама пищеварительная железа не демонстрирует каких-либо специальных морфологических приспособлений для культивирования зооксантелл, как это имеет место, например, у представителей рода *Phyllodesmium* (Rudman, 1982; Burghardt et al., 2008). Можно предполагать, что в таких случаях зооксантеллы используются как дополнительный источник

симбиотрофного питания, в то время как основным источником пищи является потребление тканей кораллов и гидроидных полипов.

Представители рода *Pteraeolidia* относятся к третьей группе. Организация их церат и строение пищеварительной железы демонстрируют морфологические приспособления к культивированию зооксантелл и обеспечению активного фотосинтеза симбиотическими водорослями. Цераты у *Pteraeolidia semperi* располагаются пучками, на специальных базальных выростах, так, чтобы не затенять друг друга (Рис. 4.2.14 А). Сами цераты уплощены, что увеличивает их поверхность. Зооксантеллы располагаются в тонких разветвлениях гастродермальных каналов, которые пересекают гемоцель и прилегают к стенке тела (Рис. 4.2.14). Эпидермис церат *P. semperi* гораздо тоньше, чем у других голожаберных моллюсков (Goodheart et al., 2018).

Биология представителей рода *Pteraeolidia* плохо изучена. Эти моллюски живут в рифовых сообществах тропических морей, но их редко находят на самих кораллах. Как правило эти моллюски обнаруживаются на открытых участках дна, не занятых поселениями кораллов (Rudman, 1982; Burghardt et al., 2008). В экспериментальных условиях *P. semperi* способна длительное время существовать вообще без животного питания, при этом фотосинтетическая активность зооксантелл не снижается (Burghardt et al., 2008). Таким образом можно предполагать, что симбиотрофное питание за счет фотосинтетических зооксантелл имеет для *P. semperi* большее значение, чем у других голожаберных моллюсков.

5.7. Заключительные замечания: к вопросу о происхождении феномена клептокнидии у голожаберных моллюсков

Каждый этап в исследовании феномена клептокнидии открывает новые перспективы в изучении этого захватывающе интересного биологического явления. Безусловно, в ходе будущих исследований мы узнаем много нового о молекулярных механизмах, позволяющих голожаберным моллюскам отбирать клептокниды и культивировать их в цитоплазме книдофагов. Без

понимания таких молекулярных механизмов невозможно понять и происхождение самого явления клептокнидии. И все же, некоторые предварительные замечания относительно происхождения этого феномена возможно сделать даже на современном этапе исследований.

Феномен клептокнидии не мог возникнуть, так сказать, «из ничего». Разумеется, главной предпосылкой для возникновения обсуждаемого феномена был переход к питанию представителями типа Cnidaria (см. Goodheart, Bely, 2017; Goodheart et al., 2018). Частицы пищи поступали в отростки пищеварительной железы, где подвергаются фагоцитированию клетками гастродермиса и внутриклеточному перевариванию. Стрекательные капсулы книдарий – это очень плотные органеллы, защищенные толстой оболочкой. Такие структуры, вероятно, представляют собой трудный объект для внутриклеточного переваривания, особенно если учесть, что внутри стрекательных капсул содержатся токсические вещества. Поэтому не исключено, что трудно перевариваемые и токсичные стрекательные капсулы просто захоранивались в дистальных участках отростков пищеварительной железы, которые выполняли функцию почек накопления. Такими участками могли быть, например, терминальные концы разветвлений пищеварительной железы, заходящие в спинные цераты голожаберных моллюсков. Легко представить себе, что хищники, нападавшие на голожаберных моллюсков, пытались откусить дистальные участки церат. При этом хищники освобождали стрекательные капсулы и получали ожог от их выстреливания при соприкосновении с морской водой. Таким образом, моллюски накапливавшие стрекательные капсулы в самых дистальных участках пищеварительной железы на вершинах церат, получали некоторое адаптивное преимущество в смысле защиты от нападения врагов (Рис. 5.2).

Дальнейшая эволюция могла привести к специализации самого дистального участка пищеварительной железы, заходящей в церату, как книдосака. На смену травматическому повреждению верхушки цераты, пришел регулируемый физиологический процесс, включающий

согласованную работу сенсорных и моторных нервных клеток и сокращение специализированной мышечной обкладки кнidosака. В то же время формирование книдопора до сих пор несет черты травматического процесса, как это видно на примере выстреливания кнidosака у *A. papillosa*, детально описанного выше.

У некоторых голожаберных моллюсков (семейства Charcotiidae и Proctonotidae) участки пищеварительной железы, заходящие в цераты, формируют терминальный мешочек, напоминающий кнidosак, но лишенный клеткокнид (Wägele, 1991; Wägele et al. 1995a, b). Предполагается, что терминальные мешочки Charcotiidae и Proctonotidae выполняют экскреторную функцию (Moles et al., 2016). Не известно, насколько справедлива гомологизация терминальных мешочков Charcotiidae и Proctonotidae, с одной стороны, и кнidosаков Aeolidida, с другой. Возможно, что терминальные мешочки Charcotiidae и Proctonotidae – это кнidosаки, потерявшие способность к сохранению и использованию клеткокнид (см. Goodheart et al., 2018). Тем не менее, последовательность событий, предполагающая трансформацию терминальных участков пищеварительной железы, первоначально выполнявших функцию почки накопления для хранения токсичных и трудноперевариваемых нематоцист, в специализированные защитные органы – кнidosаки, не кажется нам невероятной. Будем надеяться, что будущие исследования помогут прояснить этот вопрос.

Заключение

Явление клептокнидии остается одним из самых необычных форм проявления взаимосвязи организмов в природных сообществах, когда один вид, являясь жертвой и пищевым объектом другого вида, защищает этот другой вид (представляющий весьма удаленный в филогенетическом отношении таксон) от его врагов. Это явление не подпадает под определение симбиоза, поскольку захваченные одним видом органеллы другого вида не являются сколько-нибудь полноценными организмами. Явление клептокнидии близко к явлению клептопластии, когда гетеротрофные организмы поедают водоросли, но не переваривают фотосинтезирующие органеллы (хлоропласты) пищевого объекта, а культивируют их в собственных клетках для обеспечения себя продуктами фотосинтеза. Клептопластия встречается среди одноклеточных организмов – днофлагеллят (Minnihagen et al., 2008), фораминифер (Bernhard, Bowser, 1999) и инфузорий (Nishitani et al., 2010), а среди многоклеточных – у ресничных червей (Van Steenkiste et al., 2019). Явление клептокнидии характерно для брюхоногих моллюсков из группы Saccoglossa, таких как *Elysia chlorotica* (Pierce et al., 2003). Заметим, что Saccoglossa входят в таксон Euthyneura, к которому принадлежат и Nudibranchia (Jörger et al., 2010). Правда, в клептопластидах имеется собственная ДНК, а в клептокнидах генетического материала нет. Заметим, что клептопластия принципиально отличается от симбиоза гетеротрофных организмов с фотосинтезирующими одноклеточными. Полученные нами данные по организации церат Pteraeolidia показывает, что настоящий симбиоз может сочетаться с явлением клептокнидии у одного и того же организма.

Полученные результаты характеризуют только один аспект этого сложного биологического явления клептокнидии. Мы попытались, используя набор современных методов исследования, выяснить, как устроен квидосак - орган, в котором содержатся клептокниды и который обеспечивает защитную реакцию, состоящую в выстреливании клептокнид из квидосака. Это

позволило выяснить общие принципы организации этого органа, оценить филогенетическую значимость особенностей строения этого органа и предложить модель его функционирования как нервно-мышечного акта. Мы понимаем, как работает кнidosак и понимаем, как мог возникнуть этот орган в процессе эволюции. Эволюционный путь происхождения кнidosака, вероятно, был связан со специализацией терминального участка кишечного дивертикула и соответствующей модификацией прилежащих структур апикальной части цераты. В результате сформировался интегрированный орган, в состав которого входят компоненты, происходящих от трех зародышевых листков. Этот результат, несомненно, будет востребован как важный этап в познании биологии голожаберных моллюсков и послужит выдающимся примером изощренного эволюционного решения, поучительного и небезынтересного в педагогическом аспекте в преподавании зоологии и эволюционной теории.

Разумеется, мы находимся только в начале пути к познанию явления клетокнидии. Отбор клетокнид и их культивирование в цитоплазме книдофагов невозможно без сложнейших биохимических и молекулярных адаптаций. Познание этих адаптаций представляется перспективным направлением в исследовании явления клетокнидии у голожаберных моллюсков, а также в понимании этого процесса в других группах животного царства, для которого свойственно это биологическое явление. Полученные в настоящем исследовании данные по особенностям тонкой цитологической организации книдофагов и ультраструктуре других клеточных типов в составе кнidosака, несомненно, станут важной ступенькой в этих будущих исследованиях. Таким образом, завершая настоящее исследование, мы видим перспективы изучения клетокнидии не только в области функциональной и сравнительной морфологии, но и в исследовании по биохимии и молекулярной биологии процесса отбора, сохранения и использования клетокнид.

Выводы:

1. В кнidosаке модельного вида *Aeolidia papillosa* выделено три морфологически и функционально различающиеся зоны: зона пролиферации, зона книдофагов и зона книдопора, показано наличие интерстициальных клеток, содержащих гранулы хитина, что является адаптацией к защите от выстреливания клептокнид.

2. Выстреливание кнidosака *Aeolidia papillosa* происходит через книдопор за счет сокращения мускулатуры цераты и мускулатуры кнidosака, которое, вероятно, контролируется нервной системой моллюска, при этом на вершине цераты формируется временное воронковидное отверстие, через которое во внешнюю среду выделяются клептокниды.

3. Строение кнidosаков родов семейства Aeolidiidae отражает специфику питания на актиниях, этот тип организации кнidosаков филогенетически значим и указывает на то, что он сформировался у общего предка семейства.

4. Обнаружена высокая изменчивость общей морфологии (форма, размеры, степень развития мускулатуры, люмена и др.) и гистологического строения (типу клептокнид, их расположения в книдофагах, количеству типов клеток в зоне книдофагов) кнidosаков семейства Fionidae, что отражает частные адаптации к различным объектам питания и механизмам пищедобывания и имеет низкую филогенетическую значимость.

5. Потеря способности к отбору нематоцист происходила независимо в родах *Fiona*, *Calma*, *Phestilla*. В случае родов *Fiona* и *Calma* это связано с переходом к питанию на объектах, не принадлежащих к типу Cnidaria. Лишившиеся клептокнид моллюски рода *Phestilla* продолжают питаться склерактиниевыми кораллами, но последние не содержат нематоцисты, которые используются в качестве клептокнид.

6. Организация церат и пищеварительной железы *Pteraeolidia semperi* демонстрируют морфологические адаптации к культивированию зооксантелл в разветвленных выростах пищеварительной железы и

обеспечению ими активного фотосинтеза в сочетании с клеточными в
книдосаке.

Список литературы

1. Alder J., Hancock A. Notice of a new genus and several new species of Nudibranchiate Mollusca //Journal of Natural History. – 1845. – V. 16. – №. 106. – P. 311-316.
2. Americus, B., Lotan, T., Bartholomew, J. L., & Atkinson, S. D. A comparison of the structure and function of nematocysts in free-living and parasitic cnidarians (Myxozoa)// International Journal for Parasitology – 2020. – V.50. – P. 763-769.
3. Avila C. Natural products of opisthobranch molluscs: a biological review //Oceanography and Marine Biology: An Annual Review. – 1995.
4. Avila, C., & Paul, V. J. Chemical ecology of the nudibranch *Glossodoris pallida*: is the location of diet-derived metabolites important for defense?// Marine Ecology Progress Series, – 1997. – V.150. – P. 171-180.
5. Avila, C., Ballesteros, M., Cimino, G., Crispino, A., Gavagnin, M., & Sodano, G.. Biosynthetic origin and anatomical distribution of the main secondary metabolites in the nudibranch mollusc *Doris verrucosa* // Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry. – 1990. – V. 97. – №2. – P. 363-368.
6. Àvila, C., Iken, K., Fontana, A., & Cimino, G.. Chemical ecology of the Antarctic nudibranch *Bathydoris hodgsoni* Eliot, 1907: defensive role and origin of its natural products //Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 2000. – T. 252. – №. 1. – C. 27-44.
7. Avila, C., Núñez-Pons, L., & Moles, J. From the Tropics to the Poles: chemical defense strategies in sea slugs (Mollusca: Heterobranchia).// Chemical Ecology. – 2018. – P. 71-163.
8. Bandaranayake W. M. The nature and role of pigments of marine invertebrates //Natural Product Reports. – 2006. – T. 23. – №. 2. – C. 223-255.
9. Bergh M. On the existence of urticating filaments in the Mollusca //Quart J Micro Sci. – 1862. – V. 2. – P. 274-277.

10. Bernhard J. M., Bowser S. S. Benthic foraminifera of dysoxic sediments: chloroplast sequestration and functional morphology //Earth-Science Reviews. – 1999. – T. 46. – №. 1-4. – C. 149-165.
11. Bieri, R. Feeding preferences and rates of the snail, *Ianthina prolongata*, the barnacle, *Lepas anserifera*, the nudibranchs, *Glaucus atlanticus* and *Fiona pinnata*, and the food web in the marine neuston.// Publications of the Seto Marine Biological Laboratory, – 1966. – V.14. – №2. – P. 161-170.
12. Bouchet P., Rocroi J.P., Hausdorf B., Kaim A., Kano Y., Nützel A., Parkhaev P., Schrödl M. & Strong E.E. Revised classification, nomenclator and typification of gastropod and monoplacophoran families.// Malacologia. – 2017. – V. 61. – №1-2. – P. 1-526
13. Boutan L. Moeurs de l'Eolis papillosa Linne //Arch. Zool. Exp. Gen. – 1898. – V.6. – P.37-42.
14. Buck S. B. et al. Detection of S-phase cell cycle progression using 5-ethynyl-2'- deoxyuridine incorporation with click chemistry, an alternative to using 5-bromo-2'-deoxyuridine antibodies // Biotechniques. 2008. V. 44. № 7. P. 927-929.
15. Burghardt I. Evertsen, J., Johnsen, G., & Wägele, H. Solar powered seaslugs-Mutualistic symbiosis of aeolid nudibranchia (Mollusca, Gastropoda, Opisthobranchia) with Symbiodinium //Symbiosis. – 2005.
16. Burghardt I., Stemmer K., Wägele H. Symbiosis between Symbiodinium (Dinophyceae) and various taxa of Nudibranchia (Mollusca: Gastropoda), with analyses of long-term retention //Organisms Diversity & Evolution. – 2008. – T. 8. – №. 1. – C. 66-76.
17. Burghardt, I., & Wägele, H. A new solar powered species of the genus *Phyllodesmium* Ehrenberg, 1831 (Mollusca: Nudibranchia: Aeolidoidea) from Indonesia with analysis of its photosynthetic activity and notes on biology. // Zootaxa. – 2004. – V.596. – №1. – 1-18.

18. Calado G, Urgorri V. Feeding habits of *Calma glaucoides* (Alder & Hancock, 1854): its adaptive structures and behaviour. // *Boll Malacologico*. –2001. – V.37. – № 5. – P.177–180.
19. Calado, G., Urgorri, V. A new species of *Calma* Alder & Hancock, 1855 (Gastropoda: Nudibranchia) with a review of the genus. // *Journal of Molluscan Studies*. – 2002. – V.68. – №4. – P. 311-317.
20. Cargo D. G., Burnett J. W. Observations on the ultrastructure and defensive behavior of the cnidosac of *Cratena pilata* // *Veliger*. – 1982. – V.24. – №. 4. – P. 325-&.
21. Carmona, L., Pola, M., Gosliner, T. M., & Cervera, J. L.. A tale that morphology fails to tell: a molecular phylogeny of Aeolidiidae (Aeolidida, Nudibranchia, Gastropoda). // *PloS one*. – 2013. – V.8 – №5. e63000.
22. Carré D., Carré C. Acquisition de cnidocytes et différenciation de pseudocolloblastes chez les larves et les adultes de deux cténoptères du genre *Haeckelia* Carus, 1863 // *Canadian journal of zoology*. – 1989. – T. 67. – №. 9. – C. 2169-2179.
23. Carré C., Carré D. Étude du cnidome et de la cnidogenèse chez *Apolemia uvaria* (Lesueur, 1811) (Siphonophore physonecté) // *Experimental cell research*. – 1973. – V.81. – №. 1. – P. 237-249.
24. Carré C., Carré D. Les cnidocytes du cténoptère *Euchlora rubra* (Kölliker 1853) // *Cahiers de Biologie Marine*. – 1980. – T. 21. – C. 221-226.
25. Carre, D. Étude du développement des cnidocytes dans le gastrozoïde de *Muggiaea kochi* (Will, 1844) (Siphonophore calycophore) // *C.R. Hebd. Sianc. Acad. Set. Paris* 275 – 1972 – P.1263–1266.
26. Carre, D. Formation, migration et maturation des nématoblastes et des nématocytes chez les siphonophores // *Annales Embryol.* – 1974–T.7 – P. 205–218.
27. Cavalier-Smith T. The neomuran révolution and phagotrophic origin of eukaryotes and cilia in the light of intracellulaire coévolution and a révisé tree of

life //Cold Spring Harbor Perspectives in Biology. – 2014. – T. 6. – №. 9. – a016006.

28. Cavalier-Smith T. The phagotrophic origin of eukaryotes and phylogenetic classification of Protozoa //International journal of systematic and evolutionary microbiology. – 2002. – T. 52. – №. 2. – C. 297-354.

29. Cella, K., Carmona, L., Ekimova, I., Chichvarkhin, A., Schepetov, D., & Gosliner, T. M. A radical solution: the phylogeny of the nudibranch family Fionidae. // PloS one. – 2016. – V.11. – № 12. e0167800.

30. Cheney, K. L., White, A., Mudianta, I. W., Winters, A. E., Quezada, M., Capon, R. J. & Garson, M. J. Choose your weaponry: Selective storage of a single toxic compound, latrunculin A, by closely related nudibranch molluscs. PLoS One // – 2016. – V.11. – №1. e0145134.

31. Churchill C. K. C., Valdés Á., Foighil D. Ó. Molecular and morphological systematics of neustonic nudibranchs (Mollusca: Gastropoda: Glaucidae: Glaucus), with descriptions of three new cryptic species //Invertebrate Systematics. – 2014. – T. 28. – №. 2. – C. 174-195.

32. Cimino G., Ghiselin M. T. Chemical defense and evolutionary trends in biosynthetic capacity among dorid nudibranchs (Mollusca: Gastropoda: Opisthobranchia) //Chemoecology. – 1999. – T. 9. – C. 187-207.

33. Cimino G. et al. Dorid nudibranch elaborates its own chemical defense //Science. – 1983. – T. 219. – №. 4589. – C. 1237-1238.

34. Conklin E. J., Mariscal R. N. Feeding behavior, ceras structure, and nematocyst storage in the aeolid nudibranch, *Spurilla neapolitana* (Mollusca) //Bulletin of Marine Science. – 1977. – V.27. – №. 4. – P.658-667.

35. Cortesi F., Cheney K. L. Conspicuousness is correlated with toxicity in marine opisthobranchs //Journal of Evolutionary Biology. – 2010. – T. 23. – №. 7. – C. 1509-1518.

36. Crossland C. Warning coloration in a nudibranch mollusc and in a chameleon //Proceedings of the Zoological Society of London. – Oxford, UK : Blackwell Publishing Ltd, 1911. – T. 81. – №. 4. – C. 1062-1067.

37. Day RM, Harris LG. Selection and turnover of coelenterate nematocysts in some aeolid nudibranchs // *Veliger*. 1978. №21. –P. 104–109
38. Delle Chiaie S. Animali senza vertebre del Regno di Napoli. – C. Batelli, 1841.
39. Edmunds M. Protective mechanisms in the Eolidacea (Mollusca:Nudibranchia) // *Zool. J. Linn. Soc.* 1966. № 46. – P. 27–71.
40. Ekimova I., Deart Y., Schepetov D. Living with a giant parchment tube worm: a description of a new nudibranch species (Gastropoda: Heterobranchia) associated with the annelid *Chaetopterus* // *Marine Biodiversity*. – 2019a. – T. 49. – №. 1. – C. 289-300.
41. Ekimova I. et al. Diet-driven ecological radiation and allopatric speciation result in high species diversity in a temperate-cold water marine genus *Dendronotus* (Gastropoda: Nudibranchia) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2019b. – T. 141. – C. 106609.
42. Ekimova I. et al. High-level taxonomic splitting in allopatric taxa causes confusion downstream: a revision of the nudibranch family Coryphellidae // *Zoological journal of the Linnean Society*. – 2022. – T. 196. – №. 1. – C. 215-249.
43. Ekimova I. A. et al. Nematocyst sequestration within the family Fionidae (Gastropoda: Nudibranchia) considering ecological properties and evolution // *Frontiers in Zoology*. – 2022. – T. 19. – №. 1. – C. 1-27.
44. Engel U. et al. A switch in disulfide linkage during minicollagen assembly in *Hydra* nematocysts // *The EMBO journal*. – 2001. – V.20. – №. 12. – P.3063-3073.
45. Foale S. J., Willan R. C. Scanning and transmission electron microscope study of specialized mantle structures in dorid nudibranchs (Gastropoda: Opisthobranchia: Anthobranchia) // *Marine Biology*. – 1987. – T. 95. – C. 547-557.

46. Foux J., Siddall M. E. The road to Cnidaria: history of phylogeny of the Myxozoa //The Journal of Parasitology. – 2015. – T. 101. – №. 3. – C. 269-274.
47. Frick K. E. Nematocyst complements of nudibranchs in the genus *Flabellina* in the Gulf of Maine and the effect of diet manipulations on the cnidom of *Flabellina verrucosa* //Marine biology. – 2005. – T. 147. – №. 6. – C. 1313-1321.
48. Fritts-Penniman A. L. et al. Cryptic ecological and geographic diversification in coral-associated nudibranchs //Molecular phylogenetics and evolution. – 2020. – T. 144. – C. 106698.
49. Furfaro G., Mariottini, P., Modica, M. V., Trainito, E., Doneddu, M., & Oliverio, M.. Sympatric sibling species: the case of *Caloria elegans* and *Facelina quatrefagesi* (Gastropoda: Nudibranchia) //Scientia Marina. – 2016. – T. 80. – №. 4. – C. 511-520.
50. Furfaro G., Mariottini P. *Nemesignis*, a Replacement Name for *Nemesis* Furfaro & Mariottini, 2021 (Mollusca, Gastropoda, Myrrhinidae), Preoccupied by *Nemesis* Risso, 1826 (Crustacea, Copepoda) //Life. – 2021. – T. 11. – №. 8. – C. 809.
51. Gamberale G., Tullberg B. S. Aposematism and gregariousness: the combined effect of group size and coloration on signal repellence //Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences. – 1998. – T. 265. – №. 1399. – C. 889-894.
52. Gitter A. H., Oliver D., Thurm U. Calcium- and voltage-dependence of nematocyst discharge in *Hydra vulgaris* //Journal of Comparative Physiology A. – 1994. – T. 175. – №. 1. – C. 115-122.
53. Glaser O. C. The nematocysts of eolids //Journal of Experimental Zoology. – 1910. – V.9. – №. 1. – P.117-142.
54. Gitter A. H. Time interval between electrical stimulus and discharge of in situ stenoteles of *Hydra* //Naturwissenschaften. – 1994. – T. 81. – №. 8. – C. 365-366.

55. Goodheart J. A. et al. Comparative morphology and evolution of the cnidosac in Cladobranchia (Gastropoda: Heterobranchia: Nudibranchia) //Frontiers in zoology. – 2018. – T. 15. – №. 1. – C. 1-18.
56. Goodheart J. A., Bely A. E. Sequestration of nematocysts by divergent cnidarian predators: mechanism, function, and evolution //Invertebrate Biology. – 2017. – T. 136. – №. 1. – C. 75-91.
57. Goodheart J. A. et al. Relationships within Cladobranchia (Gastropoda: Nudibranchia) based on RNA-Seq data: an initial investigation //Royal Society Open Science. – 2015. – T. 2. – №. 9. – C. 150196.
58. Goodheart J. A. et al. Prey preference follows phylogeny: evolutionary dietary patterns within the marine gastropod group Cladobranchia (Gastropoda: Heterobranchia: Nudibranchia) //BMC Evolutionary Biology. – 2017. – T. 17. – №. 1. – C. 1-14.
59. Gosliner T. M. The systematics of the Aeolidacea (Nudibranchia: Mollusca) of the Hawaiian Islands, with descriptions of two new species.// Pacific Science. – 1979. T. 33. – C. 37-77.
60. Graham A. —The Structure and Function of the Alimentary Canal of Aeolid Molluscs, with a Discussion on their Nematocysts //Transactions of the Royal Society of Edinburgh. – 1938. – V.59. – №. 02. – P.267-307.
61. Greenwood P. G. Acquisition and use of nematocysts by cnidarian predators //Toxicon. – 2009. – T. 54. – №. 8. – C. 1065-1070.
62. Greenwood P. G., Mariscal R. N. The utilization of cnidarian nematocysts by aeolid nudibranchs: nematocyst maintenance and release in *Spurilla* //Tissue and Cell. – 1984. – V.16. – №. 5. – P.719-730.
63. Grosvenor G. H. On the nematocysts of aeolids //Proceedings of the Royal Society of London. – 1903. – V.72. – P.462-486.
64. Haber M. et al. Coloration and defense in the nudibranch gastropod *Hypselodoris fontandraui* //The Biological Bulletin. – 2010. – T. 218. – №. 2. – C. 181-188.

65. Hadži J. An attempt to reconstruct the system of animal classification //Systematic Zoology. – 1953. – T. 2. – №. 4. – C. 145-154.
66. Hallas J. M., Gosliner T. M. Family matters: the first molecular phylogeny of the Onchidorididae Gray, 1827 (Mollusca, Gastropoda, Nudibranchia) //Molecular phylogenetics and evolution. – 2015. – T. 88. – C. 16-27.
67. Härlin C., Härlin M. Towards a historization of aposematism //Evolutionary Ecology. – 2003. – T. 17. – №. 2. – C. 197-212.
68. Harris L. G. Nudibranch associations //Current topics in comparative pathobiology. – 1973. – V.2. – P.213-315.
69. Hennequy L. F. Contribution à l'histologie des Nudibranches //Arch. Anat. micr. Morph. exp. – 1925. – V.21. – P.400-466.
70. Hoegh-Guldberg O., Hinde R. Studies on a nudibranch that contains zooxanthellae. I. Photosynthesis, respiration and the translocation of newly fixed carbon by zooxanthellae in *Pteraeolidia ianthina* //Proceedings of the Royal society of London. Series B. Biological sciences. – 1986. – T. 228. – №. 1253. – C. 493-509.
71. Holstein T. The morphogenesis of nematocytes in Hydra and Forsklia: An ultrastructural study //Journal of ultrastructure research. – 1981. – V.75. – №. 3. – P.276-290.
72. Holstein T., Tardent P. An ultrahigh-speed analysis of exocytosis: nematocyst discharge //Science. – 1984. – V.223. – №. 4638. – P.830-833.
73. Jörger K. M. et al. On the origin of Acochlidia and other enigmatic euthyneuran gastropods, with implications for the systematics of Heterobranchia //BMC evolutionary biology. – 2010. – T. 10. – C. 1-20.
74. Kälker H., Schmekel L. Structure and function of the cnidosac of the Aeolidioidea //Zoomorphologie. – 1976. – T. 86. – C. 41-60.
75. Karameinski D. et al. Transcriptomics provides a robust framework for the relationships of the major clades of cladobranch sea slugs (Mollusca,

Gastropoda, Heterobranchia), but fails to resolve the position of the enigmatic genus *Embletonia* //BMC Ecology and Evolution. – 2021. – T. 21. – C. 1-17.

76. Kepner W. A. The manipulation of the nematocysts of *Pennaria tiarella* by *Aeolis pilata* //Journal of Morphology. – 1943. – V.73. – №. 2. – P.297-311.

77. Kepner W. A., Barker J. F. Nematocysts of *Microstoma* //The Biological Bulletin. – 1924. – V.47. – №. 4. – P.239-252.

78. Kiko R. et al. *Tergipes antarcticus* (Gastropoda, Nudibranchia): distribution, life cycle, morphology, anatomy and adaptation of the first mollusc known to live in Antarctic sea ice //Polar Biology. – 2008. – T. 31. – №. 11. – C. 1383-1395.

79. Komai T. A note on the phylogeny of the Ctenophora //The lower metazoa: comparative biology and phylogeny. – 1963. – P.181-188.

80. Komai T. The Nematocysts in the Ctenophore *Euchlora rubra* //Proceedings of the Imperial Academy. – 1942. – V.18. – №. 5. – P.255-256.

81. Komai T. The nematocysts in the ctenophore *Euchlora rubra* //The American Naturalist. – 1951. – V.85. – №. 820. – P.73-74.

82. Komai T., Tokioka t. Three remarkable ctenophores from the Japanese seas // Annotnes zoology. – 1942. – T.21. – №. 3. – P.144-151.

83. Korshunova T., Martynov A., Picton B. Ontogeny as an important part of integrative taxonomy in tergipedid aeolidaceans (Gastropoda: Nudibranchia) with a description of a new genus and species from the Barents Sea //Zootaxa. – 2017. – T. 4324. – №. 1. – C. 1-22.

84. Korshunova T. et al. Polyphyly of the traditional family Flabellinidae affects a major group of Nudibranchia: aeolidacean taxonomic reassessment with descriptions of several new families, genera, and species (Mollusca, Gastropoda) //ZooKeys. – 2017. – №. 717. – C. 1-89

85. Korshunova T. et al. Multilevel fine-scale diversity challenges the ‘cryptic species’ concept //Scientific Reports. – 2019. – T. 9. – №. 1. – C. 6732.

86. Krohne G. Hydra nematocysts in the flatworm *Microstomum lineare*: in search for alterations preceding their disappearance from the new host //Cell and tissue research. – 2020. – T. 379. – №. 1. – C. 63-71.
87. Krohne G. Organelle survival in a foreign organism: Hydra nematocysts in the flatworm *Microstomum lineare* //European journal of cell biology. – 2018. – T. 97. – №. 4. – C. 289-299.
88. Lambert W. J. Coexistence of hydroid eating nudibranchs: do feeding biology and habitat use matter? //The Biological Bulletin. – 1991. – V.181. – №. 2. – P.248-260.
89. Lisova E. D., Vortsepneva E. V. New data on nudibranchs rhinophore morphology and their spicule complex in *Onchidoris muricata* (Doridina, Gastropoda) //Zoologischer Anzeiger. – 2022. – T. 296. – C. 58-70.
90. Margalef R. Instabilities in ecology //Stability of Thermodynamics Systems. – Springer, Berlin, Heidelberg, 1982. – C. 295-306.
91. Margalef R. The organization of space //Oikos. – 1979. – C. 152-159.
92. Martin R. et al. Cnidosac morphology in dendronotacean and aeolidacean nudibranch molluscs: from expulsion of nematocysts to use in defense? //Marine biology. – 2009. – V.156. – №. 3. – P.261-268.
93. Martin R. et al. Cnidosac-related structures in Embletonia (Mollusca, Nudibranchia) compared with dendronotacean and aeolidacean species //Open Marine Biology Journal. – 2010. – V.4. – P.96-100.
94. Martin R. Management of nematocysts in the alimentary tract and in cnidosacs of the aeolid nudibranch gastropod *Cratena peregrina* //Marine Biology. – 2003. – V.143. – №. 3. – P.533-541.
95. Martin R., Walther P. Effects of discharging nematocysts when an aeolid nudibranch feeds on a hydroid //Journal of the Marine Biological Association of the UK. – 2002. – V.82. – №. 03. – P.455-462.
96. Martin R., Walther P. Protective mechanisms against the action of nematocysts in the epidermis of *Cratena peregrina* and *Flabellina affinis* (Gastropoda, Nudibranchia) //Zoomorphology. – 2003. – V.122. – №. 1. – P.25-32.

97. Martin R. et al. Granular chitin in the epidermis of nudibranch molluscs //The Biological Bulletin. – 2007. – T. 213. – №. 3. – C. 307-315.
98. Martin W. F., Garg S., Zimorski V. Endosymbiotic theories for eukaryote origin //Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. – 2015. – T. 370. – №. 1678. – C. 20140330.
99. Martynov A., Korshunova T. A new deep-sea genus of the family Polyceridae (Nudibranchia) possesses a gill cavity, with implications for the cryptobranch condition and a 'Periodic Table' approach to taxonomy //Journal of Molluscan Studies. – 2015. – T. 81. – №. 3. – C. 365-379.
100. Mauch S., Elliott J. Protection of the nudibranch *Aeolidia papillosa* from nematocyst discharge of the sea anemone *Anthopleura elegantissima* //Oceanographic Literature Review. – 1997. – T. 3. – №. 45. – C. 512-513.
101. Mauch S., Elliott J. Protection of the nudibranch *Aeolidia papillosa* from nematocyst discharge of the sea anemone *Anthopleura elegantissima* //Veliger. – 1997. – V.40. – №. 2. – P.148-151.
102. McDonald G. R., Nybakken J. W. Guide to the Wudibranchs of California. Melbourne, Florida: American Malacologists. – 1981.
103. Mikhlina A., Ekimova I., Vortsepneva E. Functional morphology and post-larval development of the buccal complex in *Eubranchus rupium* (Nudibranchia: Aeolidida: Fionidae) //Zoology. – 2020. – T. 143. – C. 125850.
104. Mikhlina A. L., Vortsepneva E. V., Tzetlin A. B. Functional morphology of the buccal complex of *Flabellina verrucosa* (Gastropoda: Opisthobranchia) //Invertebrate Zoology. – 2015. – T. 12. – C. 175-196.
105. Mills C. E., Miller R. L. Ingestion of a medusa (*Aegina citrea*) by the nematocyst-containing ctenophore *Haeckelia rubra* (formerly *Euchlora rubra*): phylogenetic implications //Marine Biology. – 1984. – T. 78. – C. 215-221.
106. Minnhagen S. et al. Chloroplast DNA content in *Dinophysis* (Dinophyceae) from different cell cycle stages is consistent with kleptoplasty //Environmental microbiology. – 2008. – T. 10. – №. 9. – C. 2411-2417.

107. MolluscaBase eds. 2022. MolluscaBase. Nudibranchia. Accessed at: <https://www.molluscabase.org>
108. Moles J, Wägele H, Cutignano A, Fontana A, Avila C. Distribution of granulose in the Antarctic nudibranch *Charcotia granulosa* (Gastropoda: Heterobranchia: Charcotiidae) // *Mar Biol* – 2016. – T.54. – C. 163
109. Muller-Parker G., D’elia C. F., Cook C. B. Interactions between corals and their symbiotic algae // *Coral reefs in the Anthropocene*. – Springer, Dordrecht, 2015. – C. 99-116.
110. Naville A. Notes sur les Eolidiens: une Eolidien d'eau saumâtre, origine des nématocystes, zooxanthelles et homochromie. *Zooxanthelles et homochromie*. // *Rev Suisse Zool* – 1926. – V.33 – P.251– 286.
111. Newcomb J. M. et al. Homology and homoplasy of swimming behaviors and neural circuits in the Nudipleura (Mollusca, Gastropoda, Opisthobranchia) // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2012. – T. 109. – №. supplement_1. – C. 10669-10676.
112. Nikitenko E., Ereskovsky A., Vortsepneva E. Ontogenetic dynamics of the subepidermal spicule complex in Nudibranchia (Gastropoda): the case of *Onchidoris muricata* // *Zoology*. – 2021. – T. 144. – C. 125886.
113. Nishitani G. et al. High-level congruence of *Myrionecta rubra* prey and Dinophysis species plastid identities as revealed by genetic analyses of isolates from Japanese coastal waters // *Applied and environmental microbiology*. – 2010. – T. 76. – №. 9. – C. 2791-2798.
114. Nussbaumer A. D., Fisher C. R., Bright M. Horizontal endosymbiont transmission in hydrothermal vent tubeworms // *Nature*. – 2006. – T. 441. – №. 7091. – C. 345-348.
115. Nybakken J. Feeding mechanisms of west american nudibranchs feeding on. // *Malacologia*. – 1981. – T. 20. – №. 2. – C. 439-449.
116. Östman C. Isoenzymes and taxonomy in Scandinavian hydroids (Cnidaria, Campanulariidae) // *Zoologica Scripta*. – 1982. – T. 11. – №. 3. – C. 155-163.

117. Östman C. Two types of nematocysts in Campanulariidae (Cnidaria, Hydrozoa) studied by light and scanning electron microscopy // *Zoologica Scripta*. – 1979. – T. 8. – №. 1-4. – C. 5-12.
118. Östman C. Nematocysts and taxonomy in Laomedea, Gonothyrea and Obelia (Hydrozoa, Campanulariidae) // *Zoologica Scripta*. – 1982. – T. 11. – №. 4. – C. 227-241.
119. Östman C. Taxonomy of Scandinavian hydroids (Cnidaria, Campanulariidae): A study based on nematocyst morphology and isoenzymes. (Doctoral dissertation, Acta Universitatis) – 1983.
120. Penney B. K. A comment on F. Aguado & A. Marin. Warning coloration associated with nematocyst-based defences in aeolidioidean nudibranchs. // *Journal of Molluscan Studies*. – 2009. – C. eyp008.
121. Penney B. K. et al. A noninvasive method to remove kleptocnidae for testing their role in defence // *Journal of Molluscan Studies*. – 2010. – T. 76. – №. 3. – C. 296-298.
122. Pereira P. D. et al. Quantification of cell cycle kinetics by EdU (5-ethynyl-2'-deoxyuridine)-coupled-fluorescence-intensity analysis // *Oncotarget*. 2017. V. 8. № 25. P. 40514-40532.
123. Picciani N., Pires D. O., Silva H. R. Cnidocysts of Caryophylliidae and Dendrophylliidae (Cnidaria: Scleractinia): taxonomic distribution and phylogenetic implications // *Zootaxa*. – 2011. – T. 3135. – №. 1. – C. 35-54.
124. Pierce S. K. et al. Horizontal transfer of functional nuclear genes between multicellular organisms // *The Biological Bulletin*. – 2003. – T. 204. – №. 3. – C. 237-240.
125. Pola M., Sánchez-Benítez M., Ramiro B. The genus *Polycera* Cuvier, 1817 (Nudibranchia: Polyceridae) in the eastern Pacific Ocean, with redescription of *Polycera alabe* Collier & Farmer, 1964 and description of a new species // *Journal of Molluscan Studies*. – 2014. – T. 80. – №. 5. – C. 551-561.

126. Proksch P. Defensive roles for secondary metabolites from marine sponges and sponge-feeding nudibranchs //Toxicon. – 1994. – T. 32. – №. 6. – C. 639-655.
127. Putz A., König G. M., Wägele H. Defensive strategies of Cladobranchia (Gastropoda, Opisthobranchia) //Natural Product Reports. – 2010. – T. 27. – №. 10. – C. 1386-1402.
128. Rudman W. B. Further studies on the anatomy and ecology of opisthobranch molluscs feeding on the scleractinian coral *Porites* //Zoological Journal of the Linnean Society. – 1981. – T. 71. – №. 4. – C. 373-412.
129. Rudman W. B. Purpose in pattern: the evolution of colour in chromodorid nudibranchs //Journal of Molluscan Studies. – 1991. – T. 57. – №. Supplement_Part_4. – C. 5-21.
130. Rudman W. B. The taxonomy and biology of further aeolidacean and arminacean nudibranch molluscs with symbiotic zooxanthellae //Zoological Journal of the Linnean Society. – 1982. – T. 74. – №. 2. – C. 147-196.
131. Salvini-Plawen L. Cnidaria as food-sources for marine invertebrates //Cah Biol Mar. – 1972. – T. 13. – №. 3. – C. 385-400.
132. Santoro G., Salleo A. The discharge of in situ nematocysts of the acontia of *Aiptasia mutabilis* is a Ca²⁺-induced response //Journal of experimental biology. – 1991. – V.156. – №. 1. – P.173-185.
133. Schellenberg J. et al. The precursor hypothesis of sponge kleptocnidism: development of nematocysts in *Haliclona cnidata* sp. nov. (Porifera, Demospongiae, Haplosclerida) //Frontiers in Marine Science. – 2019. – T. 5. – C. 509.
134. Schmekel L. Zur Feinstruktur der Spezialzellen von normalernährten und hungernden Aeolidiern (Gastr. Nudibranchia) //Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie. – 1972. – T. 124. – №. 3. – C. 419-432.
135. Schmekel L., Portmann A. Opisthobranchia des Mittelmeeres //Springer Science & Business Media. – 1982. – T. 40.

136. Schmidt H. Beiträge zur Differentialdiagnose, Morphologie und Evolution der Edwardsiidae (Actiniaria, Anthozoa): I. Die Gattung Alfredus nov. gen. mit der Typusart *A. lucifugus* (Fischer, 1888) //Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. – 1979. – T. 17. – №. 3. – C. 211-220.
137. Shipman C., Gosliner T. Molecular and morphological systematics of *Doto* Oken, 1851 (Gastropoda: Heterobranchia), with descriptions of five new species and a new genus //Zootaxa. – 2015. – T. 3973. – №. 1. – C. 57-101.
138. Shostak, S. (1995, September 15). Distribution nematocysts in Hydrozoa. Hydrozoa Nematocysts. Retrieved July 19, 2022, from https://sites.pitt.edu/~sshostak/cnidocyst_database/hydr.html
139. Slautterback D. B. Cytoplasmic microtubules I. *Hydra* //The Journal of cell biology. – 1963. – V.18. – №. 2. – P.367-388.
140. Slautterback D. B., Fawcett D. W. The development of the cnidoblasts of *Hydra*: an electron microscope study of cell differentiation //The Journal of Cell Biology. – 1959. – T. 5. – №. 3. – C. 441-452.
141. Smothers J. F. et al. Molecular evidence that the myxozoan protists are metazoans //Science. – 1994. – T. 265. – №. 5179. – C. 1719-1721.
142. Stampar, S. N., Beneti, J. S., Acuña, F. H., & Morandini, A. C. (2015). Ultrastructure and tube formation in Ceriantharia (Cnidaria, Anthozoa). Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology, 254, 67-71.
143. Streble H. Bau und Bedeutung der Nesselsäcke von *Aeolidia papillosa* L., der Breitwarzigen Fadenschnecke (Gastropoda, Opisthobranchia) //Zoologischer Anzeiger. – 1968. – T. 180. – №. 5-6. – C. 356-372.
144. Szczepanek S., Cikala M., David C. N. Poly- γ -glutamate synthesis during formation of nematocyst capsules in *Hydra* //Journal of Cell Science. – 2002. – T. 115. – №. 4. – C. 745-751.
145. Tardent P., Holstein T. Morphology and morphodynamics of the stenotele nematocyst of *Hydra attenuata* Pall.(Hydrozoa, Cnidaria) //Cell and tissue research. – 1982. – T. 224. – №. 2. – C. 269-290.

146. Thompson T. E. Defensive adaptations in opisthobranchs //Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. – 1960. – V.39. – №. 01. – P.123-134.
147. Thompson T. E. Eastern Australian Dendronotoidea (Gastropoda: Opisthobranchia) //Zoological Journal of the Linnean Society. – 1972. – V.51. – №. 1. – P.63-77.
148. Todd C. D. The ecology of nudibranch molluscs //Oceanography and Marine Biology: An Annual Review. – 1981. – T.19 – C.141–214
149. Van Steenkiste N. W. L. et al. A new case of kleptoplasty in animals: marine flatworms steal functional plastids from diatoms //Science Advances. – 2019. – T. 5. – №. 7. – C. eaaw4337.
150. Wägele H. Studies on the morphology and anatomy of the Antarctic nudibranch genera *Pseudotritonia* Thiele, 1912 and *Telarma* Odhner, 1934 with a discussion of the family *Charcotiidae* Odhner, 1926 (Nudibranchia: Opisthobranchia) //Zoological journal of the Linnean Society. – 1991. – T. 101. – №. 4. – C. 359-389.
151. Wägele H., Klussmann-Kolb A. Opisthobranchia (Mollusca, Gastropoda)–more than just slimy slugs. Shell reduction and its implications on defence and foraging //Frontiers in Zoology. – 2005. – T. 2. – №. 1. – C. 1-18.
152. Wägele H., Willan R. C. Phylogeny of the Nudibranchia //Zoological Journal of the Linnean Society. – 2000. – T. 130. – №. 1. – C. 83-181.
153. Wägele H., Ballesteros M., Avila C. Defensive glandular structures in opisthobranch molluscs – from histology to ecology //Oceanography and marine biology. – 2006. – T. 44. – C. 197.
154. Wägele H., Bullough L. W., Barnes D. K. A. Anatomy of *Pseudotritonia* Thiele, 1912 and *Notaeolidia* Eliot, 1905 (Gastropoda: Opisthobranchia: Nudibranchia) from Signy Island, Antarctica //Journal of molluscan studies. – 1995. – T. 61. – №. 2. – C. 209-213.

155. Wägele, H., Klussmann-Kolb, A., Verbeek, E., & Schrödl, M. Flashback and foreshadowing—a review of the taxon Opisthobranchia //Organisms Diversity & Evolution. – 2014. – T. 14. – C. 133-149.
156. Wägele H. Potential key characters in Opisthobranchia (Gastropoda, Mollusca) enhancing adaptive radiation //Organisms Diversity & Evolution. – 2004. – T. 4. – №. 3. – C. 175-188.
157. Wägele H., Raupach, M. J., Burghardt, I., Grzybowski, Y., & Händeler, K. Solar powered seaslugs (Opisthobranchia, Gastropoda, Mollusca): incorporation of photosynthetic units: a key character enhancing radiation? //Evolution in Action: Case studies in Adaptive Radiation, Speciation and the Origin of Biodiversity. – 2010. – C. 263-282.
158. Watson G. M., Hessinger D. A. Evidence for calcium channels involved in regulating nematocyst discharge //Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology. – 1994. – V.107. – №. 3. – P.473-481.
159. Willan R. C. New Zealand locality records for the aeolid nudibranch *Fiona pinnata* (Eschscholtz) //Tane. – 1979. – T. 25. – C. 141-147.
160. Willan R. C. Description of the aeolid nudibranch *Favorinus tsuruganus* Baba and Abe, 1964 from eastern Australia //Journal of the Malacological Society of Australia. – 1983. – T. 6. – №. 1-2. – C. 71-79.
161. Wilson N. G., Burghardt I. Here be dragons-phylogeography of *Pteraeolia ianthina* (Angas, 1864) reveals multiple species of photosynthetic nudibranchs (Aeolidina: Nudibranchia) //Zoological Journal of the Linnean Society. – 2015. – T. 175. – №. 1. – C. 119-133.
162. Winters A. E. et al. Weapons or deterrents? Nudibranch molluscs use distinct ecological modes of chemical defence against predators //Journal of Animal Ecology. – 2022. – T. 91. – №. 4. – C. 831-844.
163. Winters A. E. et al. Stabilizing selection on individual pattern elements of aposematic signals //Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. – 2017. – T. 284. – №. 1861. – C. 20170926.

164. Winters A. E. et al. Distribution of defensive metabolites in nudibranch molluscs //Journal of Chemical Ecology. – 2018. – Т. 44. – С. 384-396.
165. Wright T. S. Observations on British zoophytes //Journal of Cell Science. – 1863. – Т. 2. – №. 9. – С. 45-52.
166. Миронов А. А., Комиссарчик Я. Ю., Миронов В. А. Методы электронной микроскопии в биологии и медицине. СПб. // Наука. – 1994. – 400 с.
167. Никитенко Е. Д., Ворцепнева Е. В. Спикульный комплекс трех видов голожаберных моллюсков семейства Onchidorididae (Gastropoda: Doridina) Белого моря //Invertebrate Zoology. – 2020. – Т. 17. – №. 1. – С. 44-58.
168. Прудковский А. А. Роль стрекательных капсул в биологии Cnidaria (обзор) //Зоологический журнал. – 2014. – Т. 93. – №. 3. – С. 356-356.

Приложение

Таблица 3.1.1. Принятая в работе система надсемейств Fionoidea, Flabellinoidea и Aeolidoidea

Надсемейство	Семейство	Род
Fionoidea	Apataidae	<i>Apata</i>
	Unidentiidae	<i>Pacifia</i>
		<i>Unidentia</i>
	Cumanotidae	<i>Cumanotus</i>
	Samlidae	<i>Samla</i>
		<i>Luisella</i>
	Magalanidae	<i>Magalana</i>
	Pinufidae	<i>Pinufius</i>
	Pseudovermidae	<i>Pseudovermis</i>
	Embletoniidae	<i>Embletonia</i>
Fionidae	<i>Abronica</i>	
	<i>Calma</i>	
	<i>Catriona</i>	
	<i>Cuthona</i>	
	<i>Cuthonella</i>	
	<i>Diaphoreolis</i>	
	<i>Eubbranchus</i>	
	<i>Fiona</i>	
	<i>Murmania</i>	
	<i>Phestilla</i>	
	<i>Rubramoena</i>	
	<i>Tenellia</i>	
	<i>Tergipes</i>	
	<i>Tergiposacca</i>	
<i>Trinchesia</i>		

		<i>Xenocratena</i> <i>Zelentia</i>
Flabellinoidea	Flabellinidae	<i>Flabellina</i> <i>Edmundsella</i> <i>Coryphellina</i>
	Coryphellidae	<i>Coryphella</i>
	Paracoryphellidae	<i>Paracoryphella</i> <i>Ziminella</i> <i>Chlamylla</i> <i>Polaria</i>
	Flabellinopsidae	<i>Flabellinopsis</i> <i>Baenopsis</i>
Aeolidoidea	Aeolidiidae	<i>Aeolidia</i> <i>Aeolidiella</i> <i>Aeolidiopsis</i> <i>Anteaeolidiella</i> <i>Baeolidia</i> <i>Berghia</i> <i>Bulbaeolidia</i> <i>Cerberilla</i> <i>Limenandra</i> <i>Spurilla</i> <i>Zeusia</i>
	Babakinidae	<i>Babakina</i>
	Facelinidae	<i>Adfacelina</i> <i>Algarvia</i> <i>Amanda</i> <i>Anetarca</i> <i>Antonietta</i>

		<i>Austraeolis</i> <i>Bajaeolis</i> <i>Burnaia</i> <i>Caloria</i> <i>Cratena</i> <i>Dicata</i> <i>Echinopsole</i> <i>Emarcusia</i> <i>Facelina</i> <i>Facelinopsis</i> <i>Favorinus</i> <i>Glaucilla</i> <i>Glaucus</i> <i>Hermosita</i> <i>Herviella</i> <i>Jason</i> <i>Learchis</i> <i>Moridilla</i> <i>Myja</i> <i>Noumeaella</i> <i>Palisa</i> <i>Phidiana</i> <i>Pruvotfolia</i> <i>Pteraeolidia</i> <i>Sakuraeolis</i> <i>Setoeolis</i>
	Myrrhinidae	<i>Godiva</i> <i>Hermisenda</i> <i>Nanuca</i> <i>Nemesignis</i>

		<i>Phylloidesmium</i>
	Notaeolidiidae	<i>Notaeolidia</i>
	Piseinotecidae	<i>Piseinotecus</i>
	Pleurolidiidae	<i>Pleurolidia</i> <i>Protaeolidiella</i>

Таблица 3.2.1 Данные сбора изученных видов

Вид	Место сбора	Глубина	Кто собрал	Год сбора
<i>Aeolidia papillosa</i> (Linnaeus, 1761)	Россия, Белое море, окрестности ББС МГУ, N 66°55'40.7" E 33°09'65.1"	0.1-0.4 м	Собственные сборы	2015- 2018 гг.
<i>Spurilla neapolitana</i> (Delle Chiaje, 1841)	Франция, Средиземное море, Прованс, г. Кассис, N 43°12'13.9" E 5°30'38.2"	0.1-0.2 м	Ирина Екимова	2019 г.
<i>Catriona columbiana</i> (O'Donoghue, 1922)	Россия, Японское море, бухта Рудная N44°20'52.9" E135°50'49.0"	3-7 м	Татьяна Антохина, Анна Михлина	2021 г.
<i>Cuthona nana</i>	Россия, Японское море, Приморский	6-7 м	Татьяна Антохина, Анна Михлина	2021 г.

(Alder & Hancock, 1842)	край, бухта Рудная N 44°20'74.1" E 135°50'20.7"			
<i>Cuthonella hiemalis</i> (Roginskaya, 1987)	Россия, Белое море, Карелия, окрестности ББС МГУ, N 66°33'07.6" E 33°06'60.0"	0.1-0.5 м	Ирина Екимова, Анна Михлина, Елена Ворцепнева	2019, 2020 гг.
<i>Cuthonella concinna</i> (Alder & Hancock, 1843)	Россия, Белое море, Карелия, окрестности ББС МГУ, N 66°33'27.7" E 33°06'34.1"	12 м	Анна Михлина	2020, 2021 гг.
<i>Diaphoreolis viridis</i> (Forbes, 1840)	Россия, Белое море, Карелия, окрестности ББС МГУ, N 66°53'53.2" E 33°10'86.5"	4-6 м	Александр Семенов, Майя Семенова, Дмитрий Озеров	2018, 2019 гг.
<i>Eubranchus rupium</i> (Møller, 1842)	Россия, Белое море, Карелия, окрестности ББС МГУ, N 66°55'39.8" E 33°10'48.7"	0,1-0,4 м	Собственные сборы	2015- 2018 гг.

<i>Eubranchus pallidus</i> (Alder & Hancock, 1842)	Россия, Баренцево море, бухта Териберка N69°11'40.7" E035°08'22.1"	5-20 м	Татьяна Антохина	2020 г.
<i>Eubranchus odhneri</i> (Derjugin & Gurjanova, 1926)	Россия, Баренцево море, бухта Териберка N69°11'17.2" E035°07'96.4"	5-20 м	Татьяна Антохина	2020 г.
<i>Eubranchus malakhovi</i> Ekimova, Mikhlina, Vorobyeva, Antokhina, Tambovtseva & Shepetov, 2021	Россия, Японское море, Приморский край, бухта Рудная N 44°20'74.1" E 135°50'20.7"	15-20 м	Татьяна Антохина, Юрий Деарт	2020 г.
<i>Tergipes tergipes</i> (Forsskål, 1775)	Россия, Баренцево море, бухта Териберка N69°11.053' E035°09.699'	4-8 м	Татьяна Антохина, Ирина Екимова	2020 г.
<i>Trinchesia ornate</i> (Baba, 1937)	Россия, Японское море, Приморский край, бухта Рудная N 44°20'74.1"	18-20 м	Татьяна Антохина, Юрий Деарт	2020 г.

	Е 135°50'20.7"			
<i>Zelentia pustulata</i> (Alder & Hancock, 1854)	Россия, Белое море, окрестности ББС МГУ N 66°55'34.5" Е 33°10'45.2"	4-6 м	Александр Семенов, Майя Семенова, Дмитрий Озеров	2020 г.
<i>Myja longicornis</i> Bergh, 1896	Вьетнам, Южно-Китайское море, окрестности г. Ня Чанг, о. Мот N 12°11'39.84" Е 109°17'26.74"	5 м	Юрий Деарт	2018 г.
<i>Pteraeolidia semperi</i> (Bergh, 1870)	Вьетнам, Южно-Китайское море, окрестности г. Ня Чанг, о. Мот N 12°10'29.20" Е 109°16'18.47"	16 м	Юрий Деарт	2017 г.
<i>Hermisenda crassicornis</i> (Eschscholtz, 1831)	Россия, Японское море, Приморский край, бухта Рудная N44°23.343' E135°52.481'	5-15 м	Татьяна Антохина, Анна Михлина	2021 г.

<i>Phyllodesmium poindimiei</i> (Bergh, 1905)	Вьетнам, Южно- Китайское море, окрестности г. г. Ня Чанг, о. Мот N 12° 9'44.25" E 109°18'45.46"	10-15м	Юрий Деарт	2018 г.
--------------------------------------------------	-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	--------	------------	---------

Таблица 3.3.1 Число образцов каждого вида, исследованных в ходе работы соответствующими методами.

Вид	Световая микроскопия (изучение полутонких срезов)	ТЭМ	Конфокальная лазерная сканирующая микроскопия	СЭМ
<i>Aeolidia papilosa</i>	13	7	14	5
<i>Catriona columbiana</i>	3	2	4	-
<i>Cuthona nana</i>	2	2	4	-
<i>Cuthonella hiemalis</i>	3	2	3	-
<i>Cuthonella concinna</i>	-	-	3	-
<i>Diaphoreolis viridis</i>	4	3	6	-
<i>Eubranchus odhneri</i>	2	2	4	-
<i>Eubranchus malakhovi</i>	2	2	2	-
<i>Eubranchus pallidus</i>	1	1	3	-
<i>Eubranchus rupium</i>	6	4	7	-

<i>Hermisenda crassicornis</i>	2	-	-	-
<i>Myja longicornis</i>	2	-	1	-
<i>Phyllodesmium poindimiei</i>	-	-	1	-
<i>Pteraeolidia semperi</i>	4	2	5	-
<i>Spurilla neapolitana</i>	3	2	-	-
<i>Tergipes tergipes</i>	3	1	2	-
<i>Trinchesia ornata</i>	1	1	3	-
<i>Zelentia pustulata</i>	4	2	7	-

Таблица 3.3.2 Состав фосфатного буфера Миллонига

Компонент	Количество компонента (на 1000 мл)
NaH ₂ PO ₄ •H ₂ O	1,8 г
Na ₂ HPO ₄ •7H ₂ O	23,25 г
NaCl	5 г
H ₂ O (дист)	Довести до 925 мл

Таблица 3.3.3 Состав раствора Буэна

Компонент	Количество компонента (на 210 мл)
Насыщенный водный раствор пикриновой кислоты	150 мл
40% формалин	50 мл
Ледяная уксусная кислота	10 мл

Табл. 3.3.4 Состав растворов, использованных при изучении образцов методом КЛСМ.

Раствор		Количество компонента (на 100 мл)
PBT (Washing Solution)	10% Triton X-100	1 мл
	10% Tween-20	0,5 мл
	10X PBS	10 мл
	H ₂ O дист.	88,5 мл
Blocking Solution	10% BSA	10 мл
	1% cold fish skin gelatin	10 мл
	10% Triton X-100	5 мл
	10% Tween-20	0,5 мл
	10X PBS	10 мл
	H ₂ O дист.	64,5 мл

Табл. 3.3.5 Состав смесей антител

Смесь антител	Состав
FMRF-амид+тубулин	5 мкл α -тубулина (1:10), 5 мкл α -тирозинированого тубулина (1:10), 5 мкл FMRF-амида 1:20 + 85 мкл Blocking Solution
Серотонин+тубулин	5 мкл α -тубулина (1:10), 5 мкл α -тирозинированого тубулина (1:10), 10 мкл серотонина+ 80 мкл Blocking Solution
RF-амиди+тубулин	5 мкл α -тубулина (1:10), 5 мкл α -тирозинированого тубулина (1:10), 5 мкл RF-амида 1:20 + 85 мкл Blocking Solution
Вторичные антитела	5 мкл DAM (donkey anti mouse), 5 мкл DAR (donkey anti rabbit), 90 мкл Blocking Solution

Табл. 3.3.6 Состав Click-iT® reaction cocktails

Компоненты	Количество компонента (на 500 мкл)
1X Click-iT® reaction buffer	430 μ L
CuSO ₄ (Component E)	20 μ L
Alexa Fluor® azide	1.2 μ L
Reaction buffer additive	50 μ L

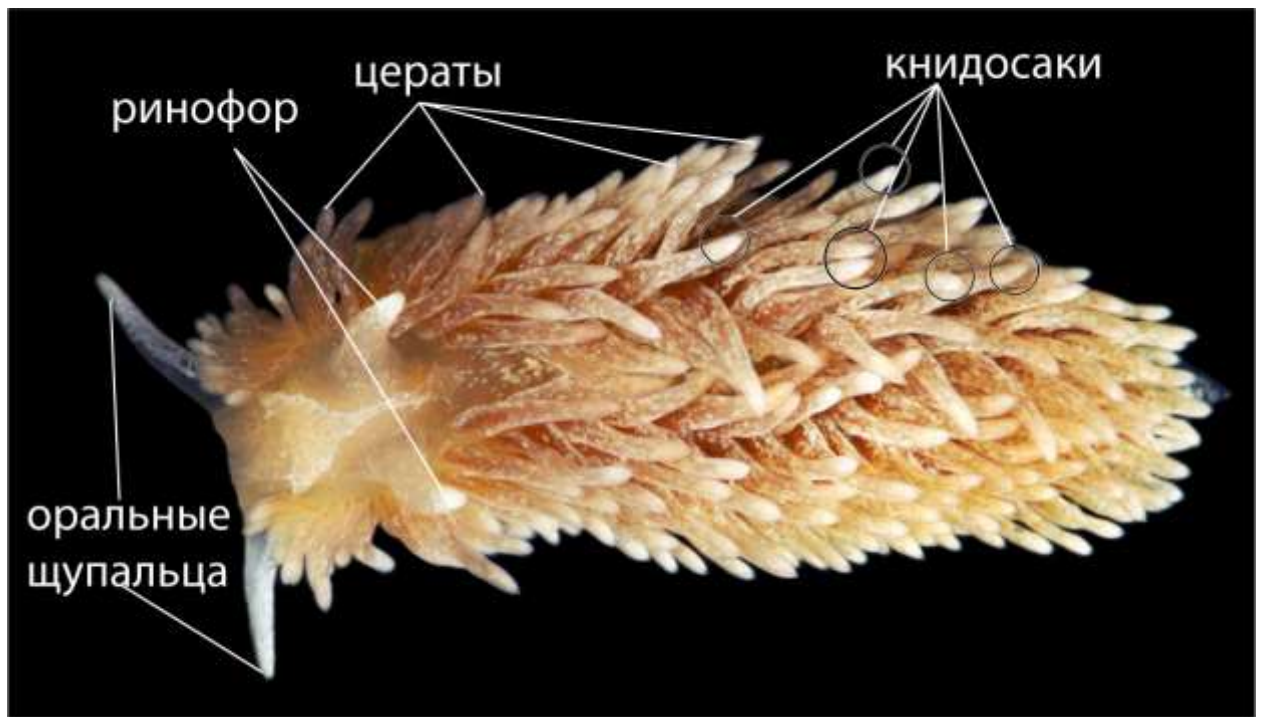


Рисунок 4.1.1 Внешнее строение *A. papillosa*. Фотография А.А. Семёнова

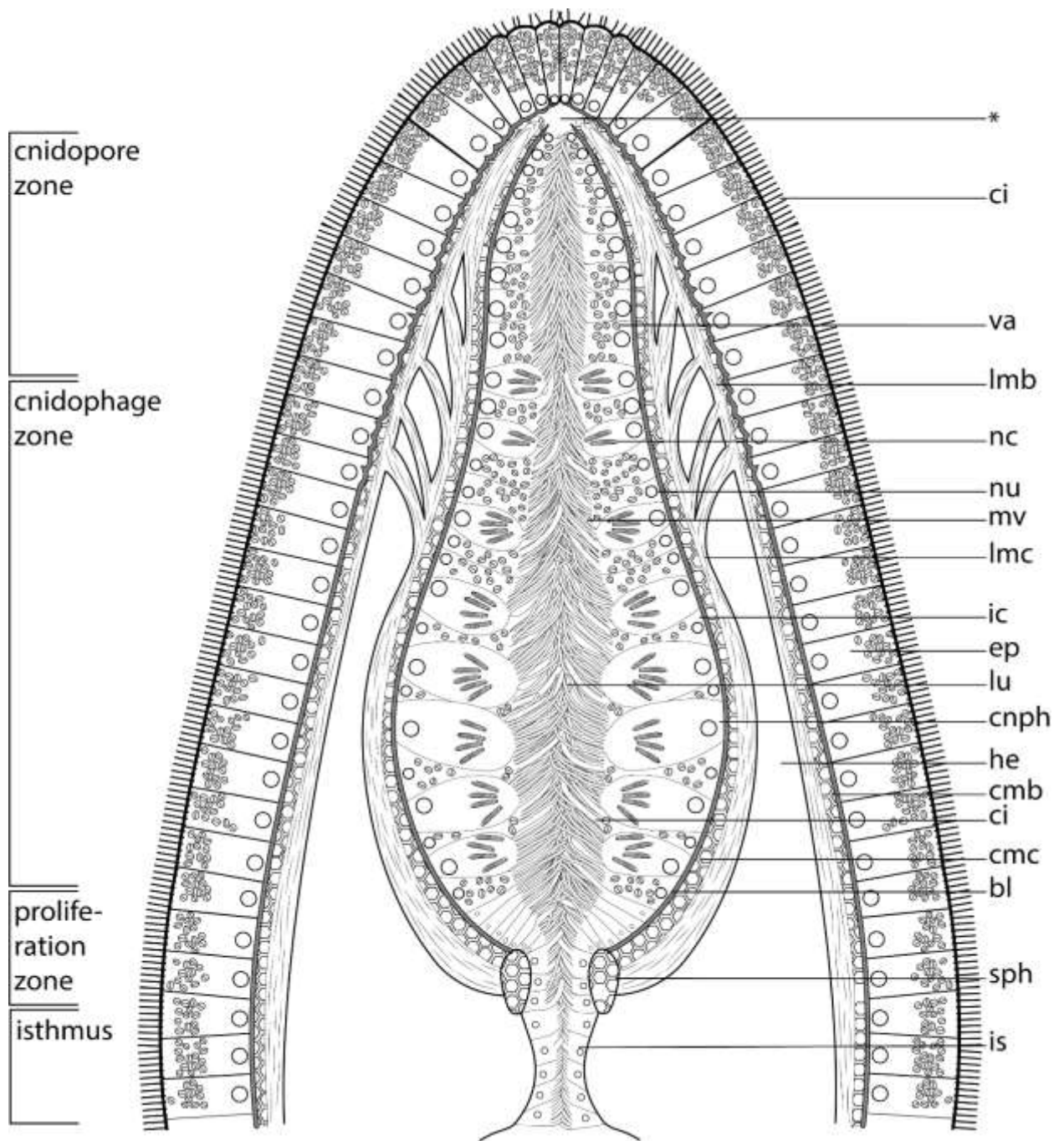


Рисунок 4.1.2 Схема продольного среза апикальной части цераты *A. papillosa*
 bl – базальная пластинка; ci – реснички; cmb – кольцевая мускулатура цераты; cmc – кольцевая мускулатура кнidosака; cnph – книдофаги; ep – эпидермис; he – гемоцель; ic – интерстициальные клетки; is – перешеек между дивертикулом пищеварительной железы и кнidosакком; lmb продольная мускулатура цераты; lmc – продольная мускулатура кнidosака; lu – просвет кнidosака; mv – микроворсинки; nc – нематоциты; nu – ядра; sph – сфинктер; sz – зона ресничного канала; va – вакуоли с хитиновыми веретенами; * – книдопор.

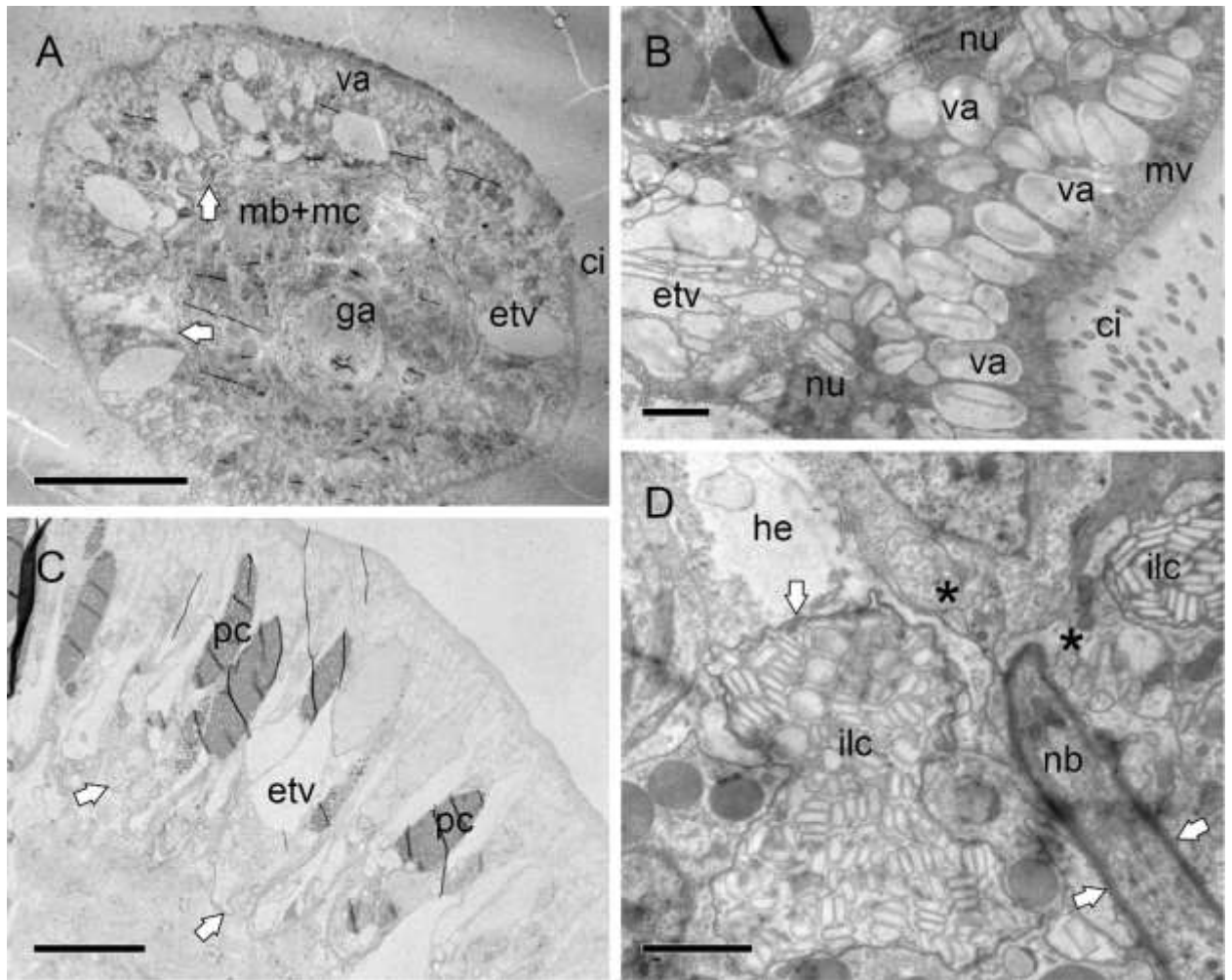


Рисунок 4.1.3. Эпидермис цераты *A. papillosa*, ультратонкие поперечные срезы апикальной части цераты (ТЭМ). А – поперечный срез; В – апикальная часть эпителиальной клетки; С – эпидермис на поперечном срезе цераты; D – участки иридофорных клеток с включениями. Белые стрелки – базальная пластинка; звездочка – интраэпидермальные нервные волокна; ci – реснички; etv – электронно-прозрачные вакуоли; ga – гастродермальный эпителий; he – гемоцель; ilc – иридофорные клетки; mb – мышечный слой цераты; mc – мышечный слой кнidosака; mv – слой микроворсинок на ворехности эпидермальных клеток, nb – пучок нервных волокон; pc – пигментные клетки; va – вакуоли с хитиновыми гранулами. Масштабная линейка: А – 50 μm ; В, D – 2 μm , С – 20 μm .

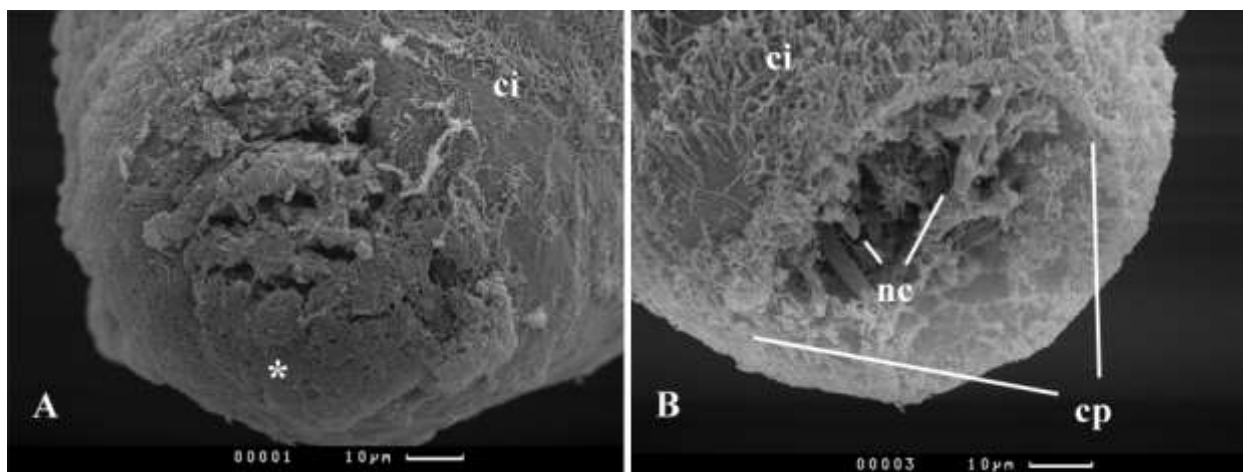


Рисунок 4.1.4 Апикальный конец цераты *A. papillosa*, СЭМ. А – апикальный конец цераты невыстрелившего кнidosака (*); В – апикальный конец цераты с выстрелившим кнidosаком. *ci* – реснички; *sr* – книдопор; *nc* – нематоцисты; * - апикальный кончик цераты

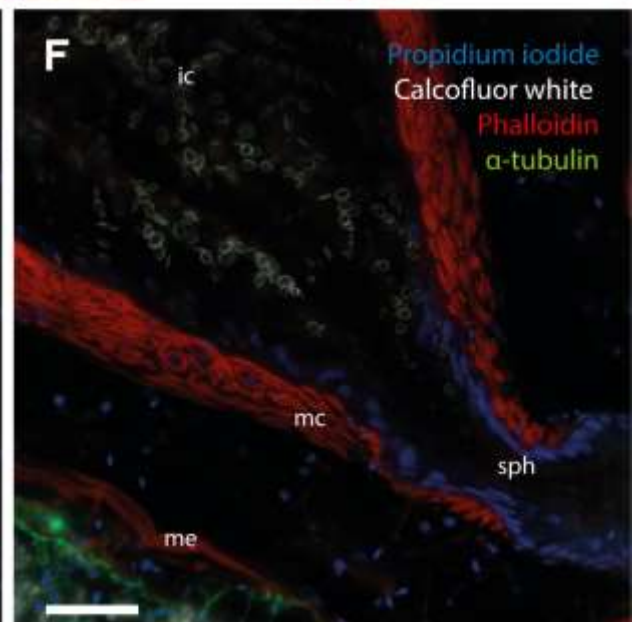
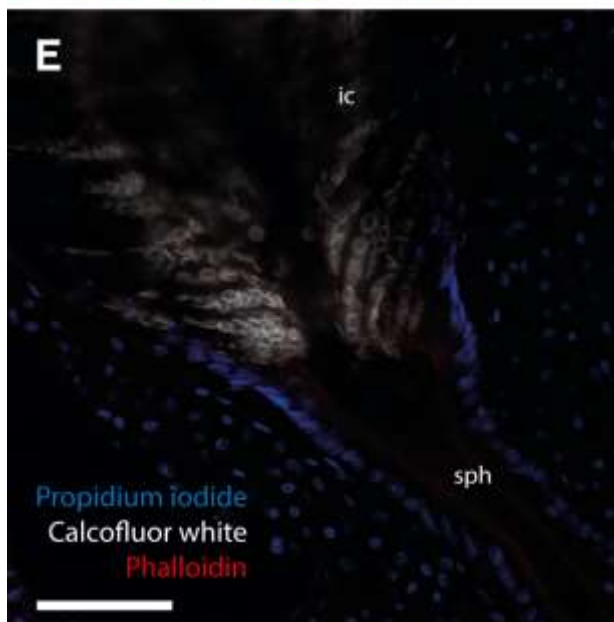
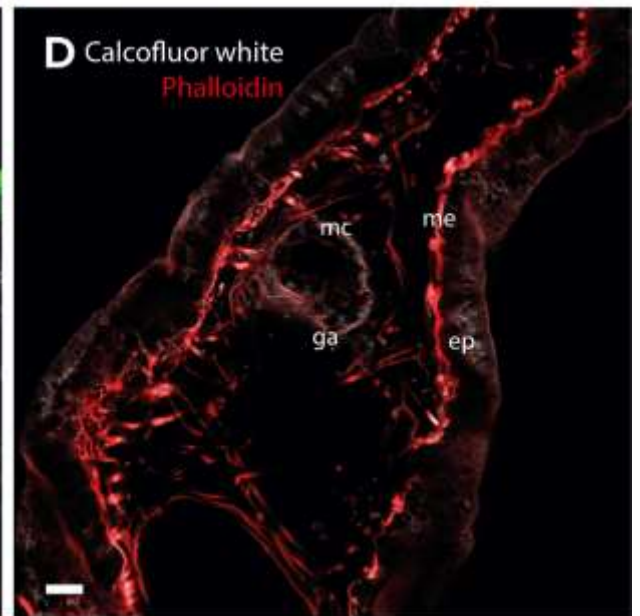
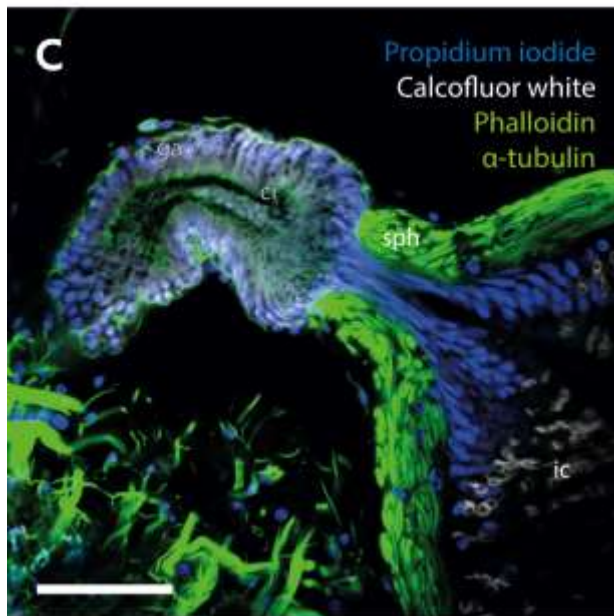
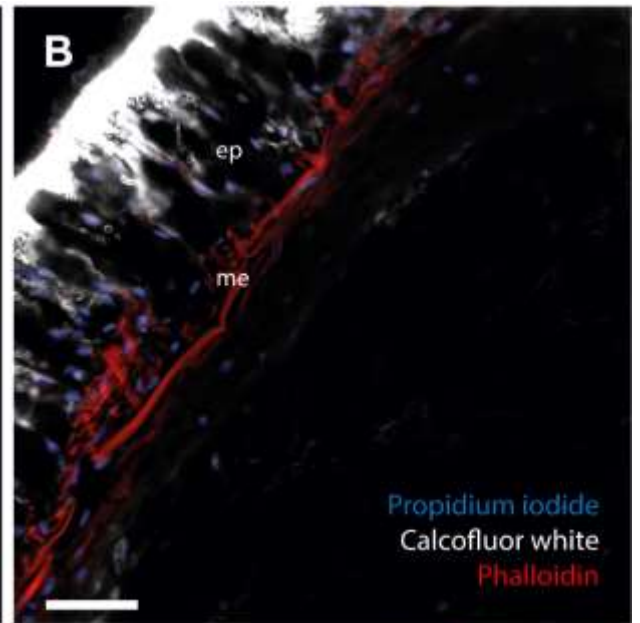
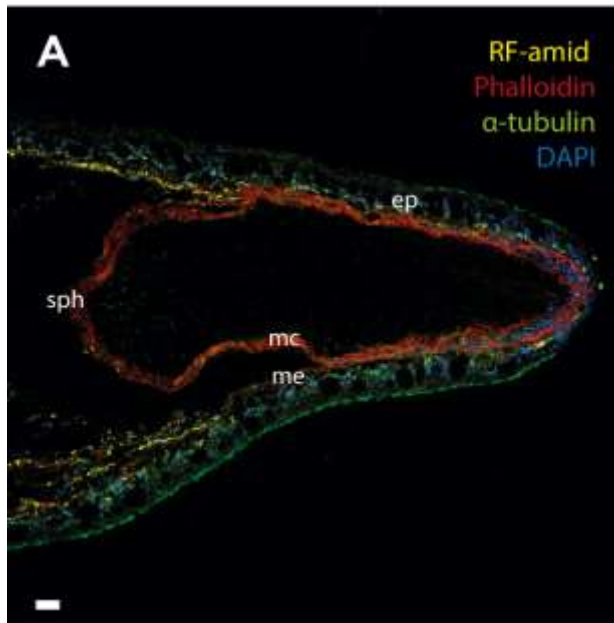


Рисунок 4.1.5 Апикальная часть цераты *A. papillosa* (КЛСМ). А – продольный оптический срез кнidosака; В – продольный оптический срез эпидермиса цераты, С – перешеек между в основании кнidosака и зона пролиферации, продольный оптический срез; D – перешеек между дивертикулом пищеварительной железы и кнidosаком, поперечный оптический срез; E, F – зона пролиферации и зона книдофагов. *ci* – реснички; *ga* – гастродермис (энтодермальный эпителий); *ic* – интерстициальные клетки; *mc* – мышечный слой кнidosака; *me* – мышечный слой эпидермиса; *sph* – сфинктер. Масштабные линейки: 40 мкм.

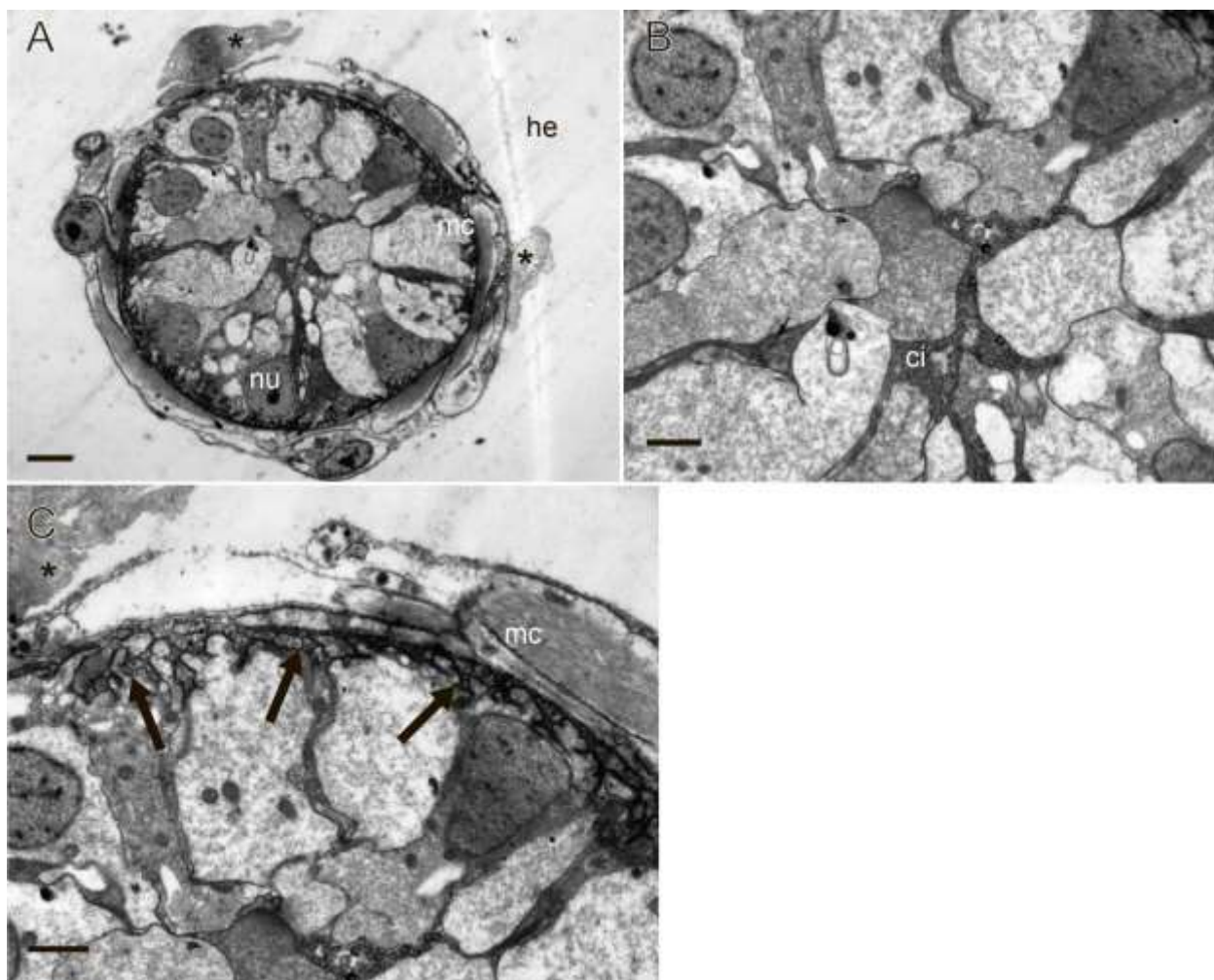


Рисунок 4.1.6 Перешеек между дивертикулом пищеварительной железы и кнidosакком *A. papillosa*, поперечный срез, ТЭМ. А – поперечный срез перешейка; В, С – детали строения эпителиальной выстилки перешейка на поперечном срезе. Звездочкой обозначены амебоциты на поверхности мышечной обкладки перешейка; черными стрелками показаны базальные отростки гастродермальных клеток; ci – ресничка; ер – эпидермис; he – гемоцель; ga – энтодермальный эпителий; mc – мышечная обкладка кнidosака; me – мышечный слой стенки тела; nu – ядро. Масштабные линейки: А – 5 мкм; В, С – 2 мкм.

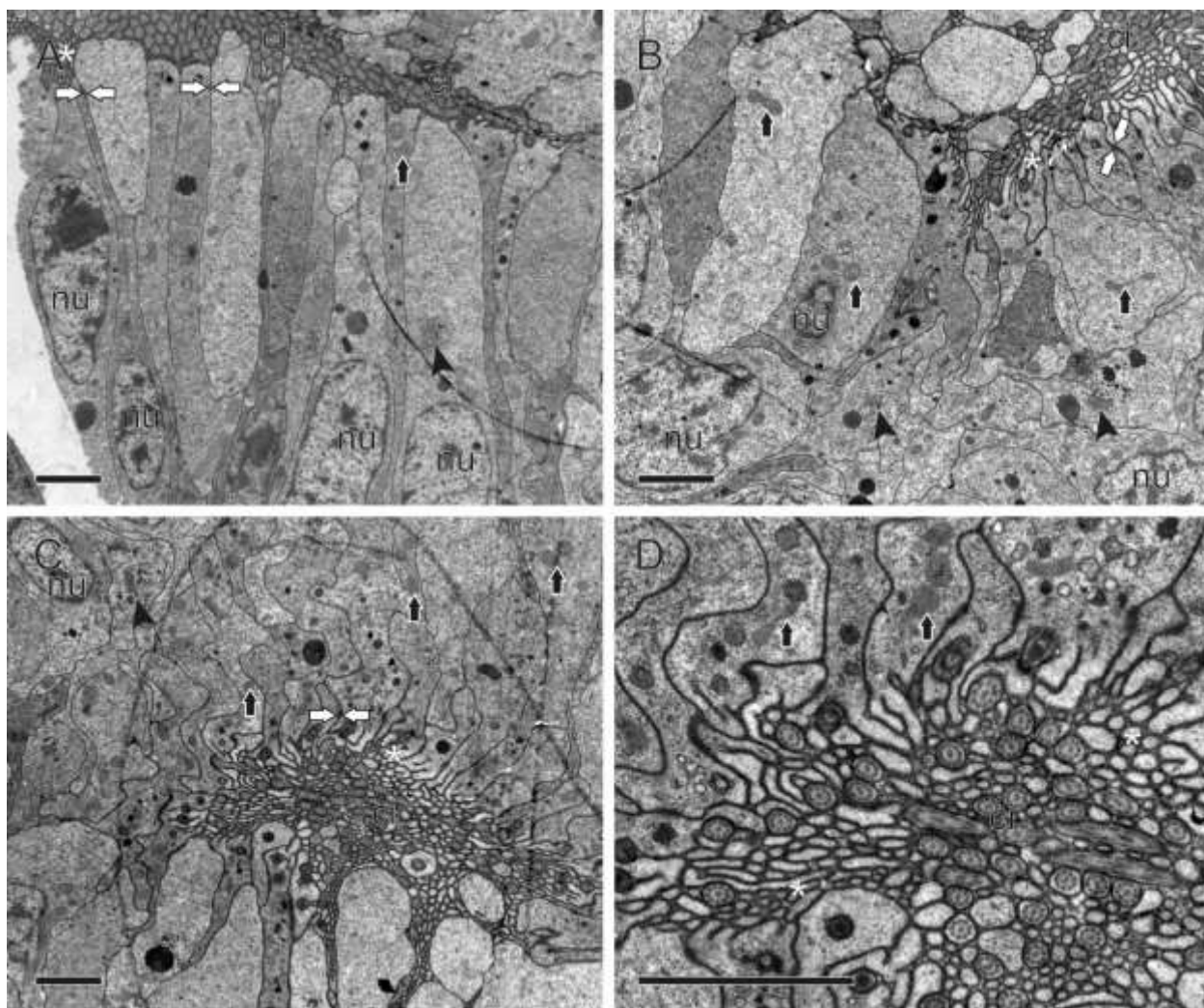


Рисунок 4.1.7 Зона пролиферации в кнidosаке *Aeolidia papillosa*, поперечные ультратонкие срезы, ТЭМ. А – эпителиальные клетки выстилки зоны пролиферации, общий вид; В – апикальные части эпителиальной клетки; С, D – люмен и апикальные части клеток. Звездочками отмечены микроворсинки гастродермальных клеток; белая стрелка – десмосома; черная стрелка – митохондрия; черный наконечник стрелы – аппарат Гольджи; си – ресничка; пу – ядра. Масштабные линейки – 2 мкм.

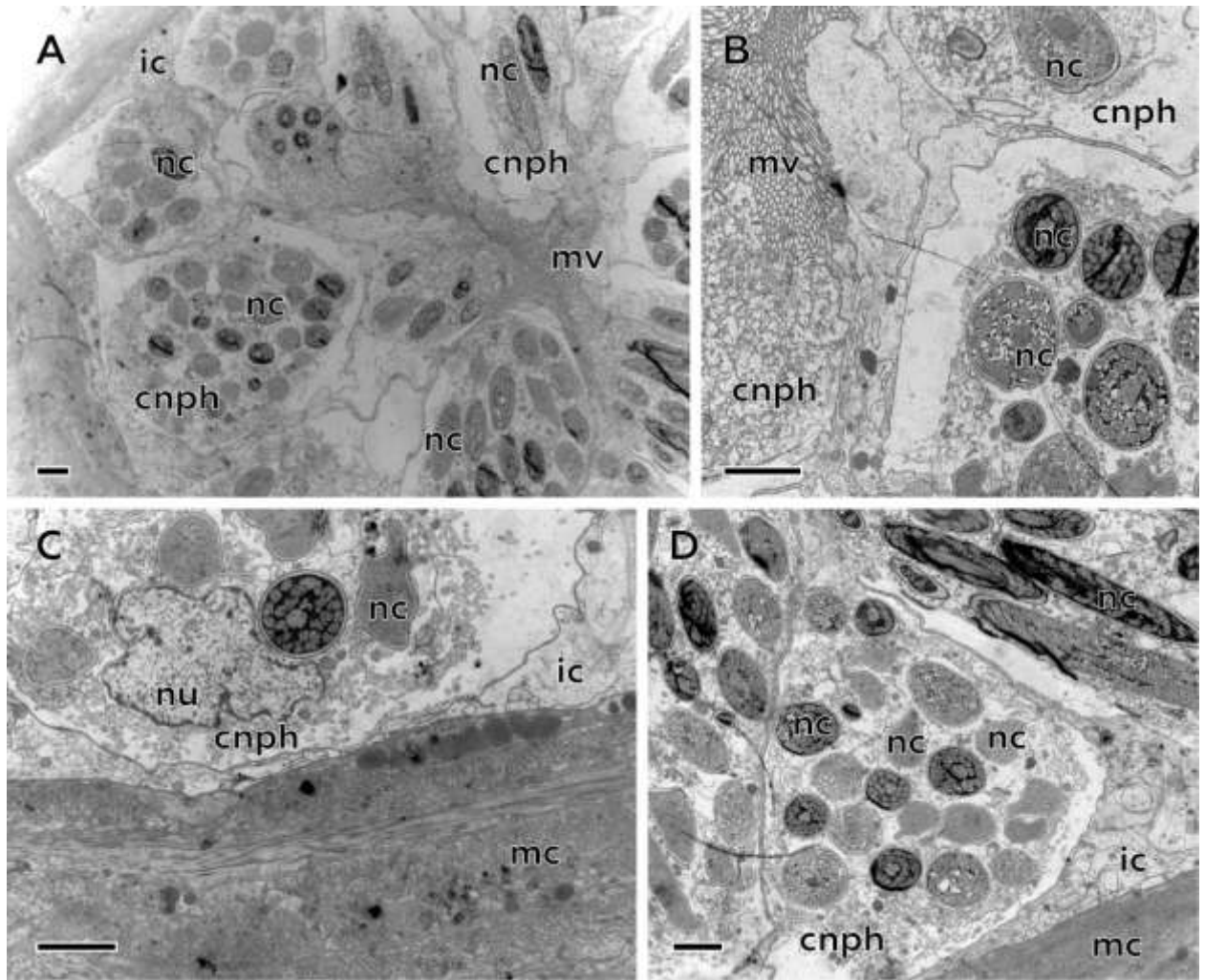


Рисунок 4.1.8 Зона книдофагов, поперечные ультратонкие срезы, ТЭМ. А – общий вид зоны книдофагов; В – участок просвета, заполненного микроворсинками и ресничками, и апикальные части клеток гастродермиса; С – базальная часть книдофага с ядром и участок прилегающей мышечной обкладки; D – книдофаг и базальная часть интерстициальной клетки. cnph – книдофаги; ic – интерстициальные клетки; mc – мышечная обкладка книдосака; mv – микроворсинки; nc – нематоцисты; nu – ядра. Масштабные линейки – 2 мкм.

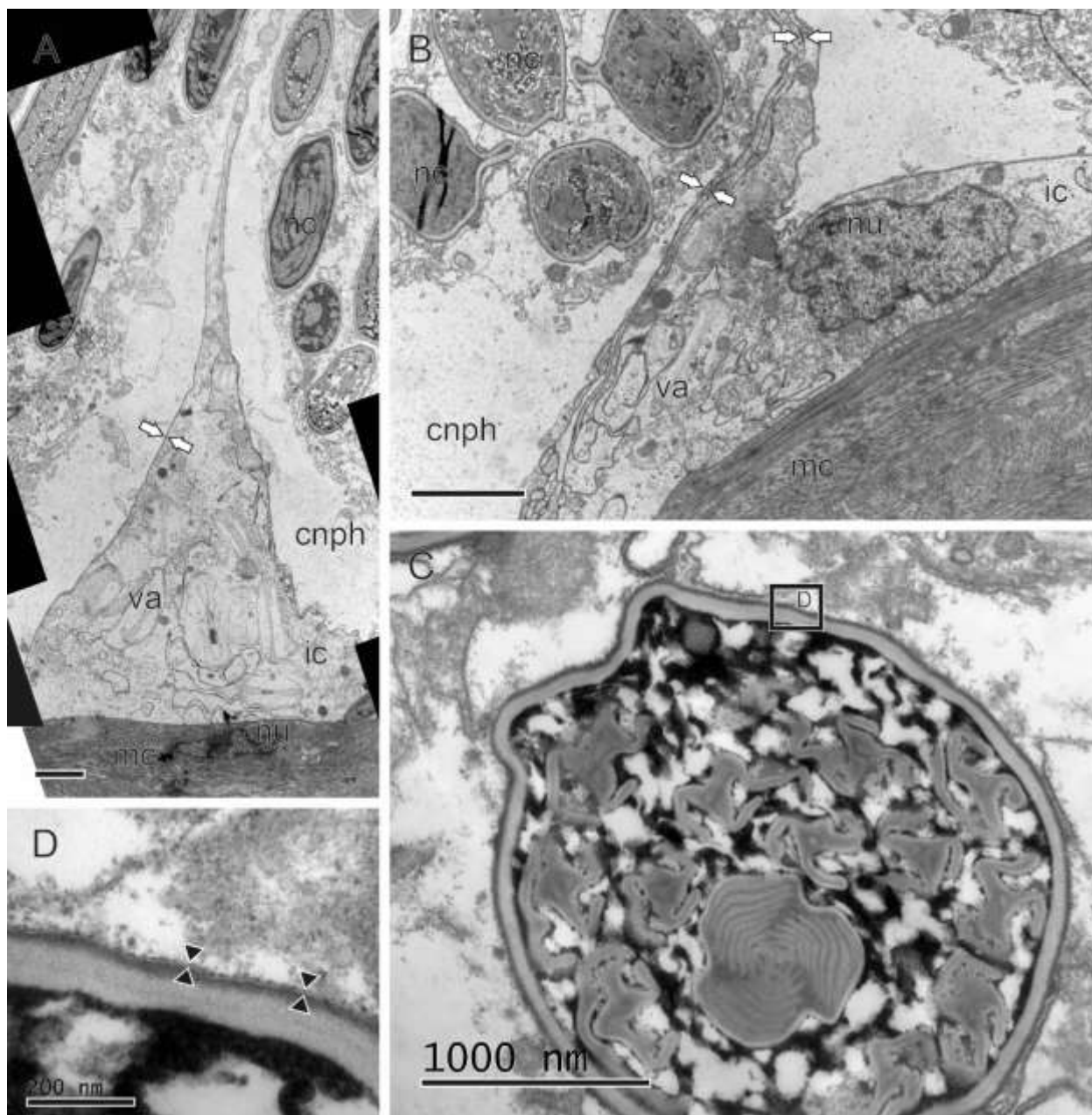


Рисунок 4.1.9 Строение книдофагов *A. papillosa*, интерстициальных клеток и клеток-книд, поперечные срезы, ТЭМ. А – интерстициальная клетка между книдофагами; В – базальная часть интерстициальной клетки с ядром; С – клетка-книда в цитоплазме книдофага; D – стенка клетка-книды и прилегающая мембрана книдофорной вакуоли. Белые стрелки указывают на десмосому; черные треугольники указывают на фагоцитарную вакуоль; cnph – книдофаги; ic – интерстициальная клетка; mc – мышечная обкладка книдосака; nc – нематоцисты; nu – ядра; va – вакуоль с хитиновыми гранулами. Масштабные линейки: А, В – 2 мкм; С – 1 мкм; D – 0.2 мкм.

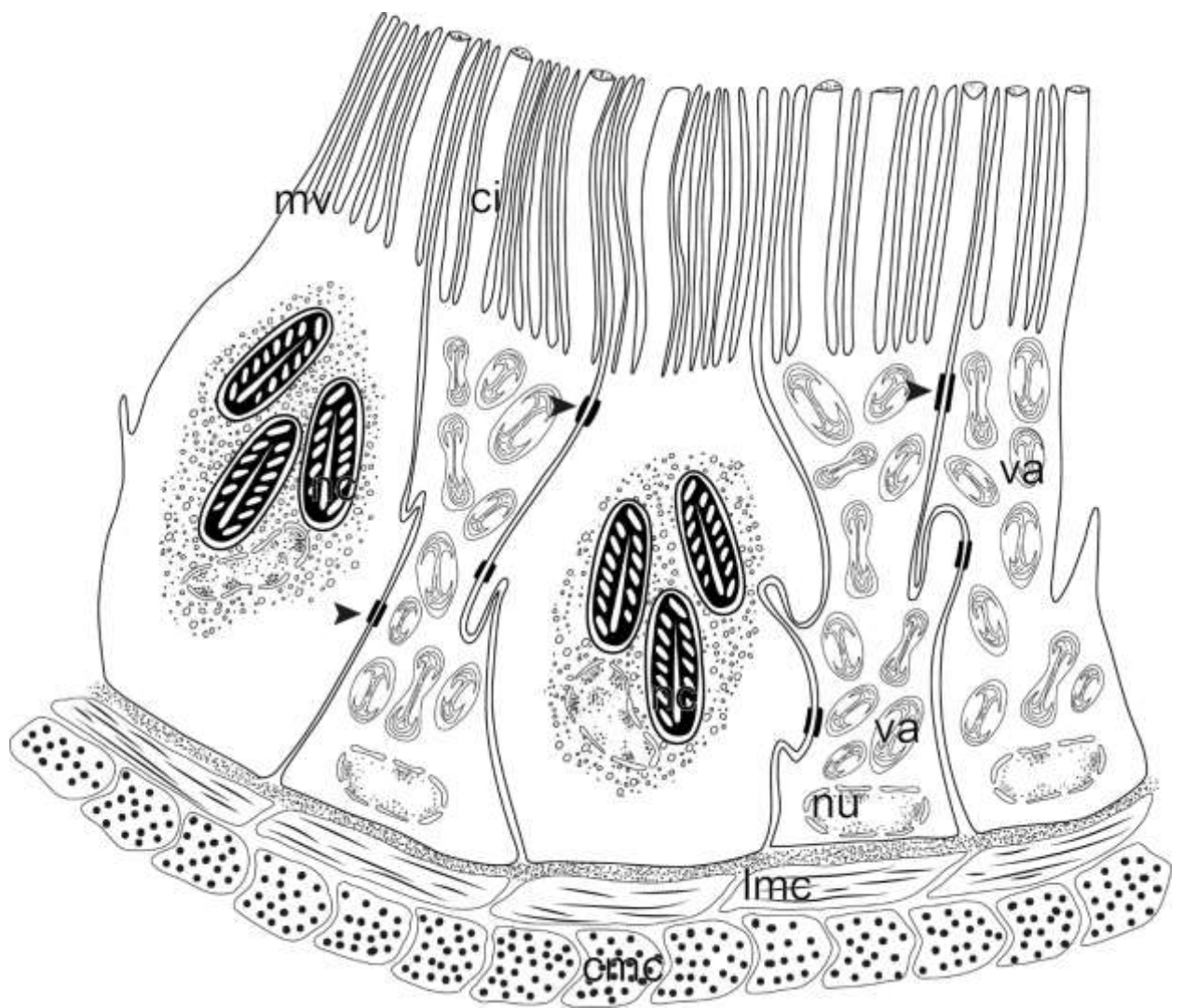


Рисунок 4.1.10 Схема строения стенки кнidosака *A. papillosa* в зоне книдофагов на поперечном срезе. Черные стрелки указывают на десмосомы; *ci* – ресничка; *смс* – слой кольцевых мышц кнidosака; *лмс* – слой продольных мышц кнidosака; *mv* – микроворсинки; *nu* – ядра; *va* – вакуоли с хитиновыми веретенами.

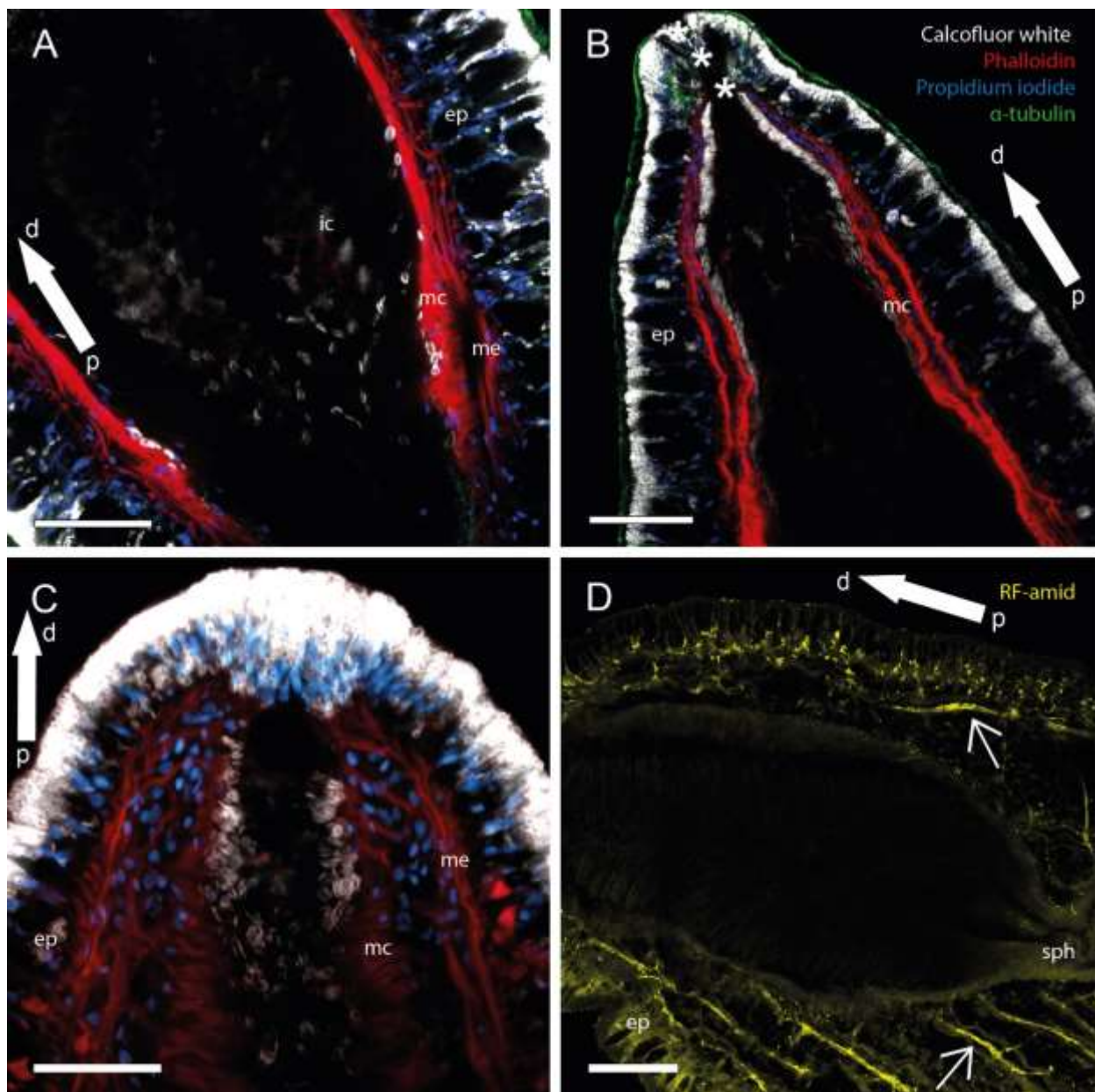


Рисунок 4.1.11 Мускулатура и иннервация кнidosака *A. papillosa* (КЛСМ), продольные оптические срезы. –Красный цвет – окраска Phalloidin (актиновые филаменты), белый – окраска Calcofluor White (аморфный хитин), голубой – окраска Propidium Iodide (ядра), зеленый – результат мечения антителами к тубулину, желтый – результат мечения антителами к RF-амиду. А – зона книдофагов; В, С – зона книдопора; D – элементы нервной системы кнidosака. Толстые белые стрелки показывают направления от проксимальной к дистальной частям цераты; тонкие белые стрелки указывают на пучки нервных волокон; звездочка – книдопор; ep – эпидермис; ic –

интерстициальные клетки; *ms* – мышечная обкладка кнidosака; *me* – мышечная обкладка стенки тела; *sph* – сфинктер в основании кнidosака.

Масштабные линейки 20 мкм.

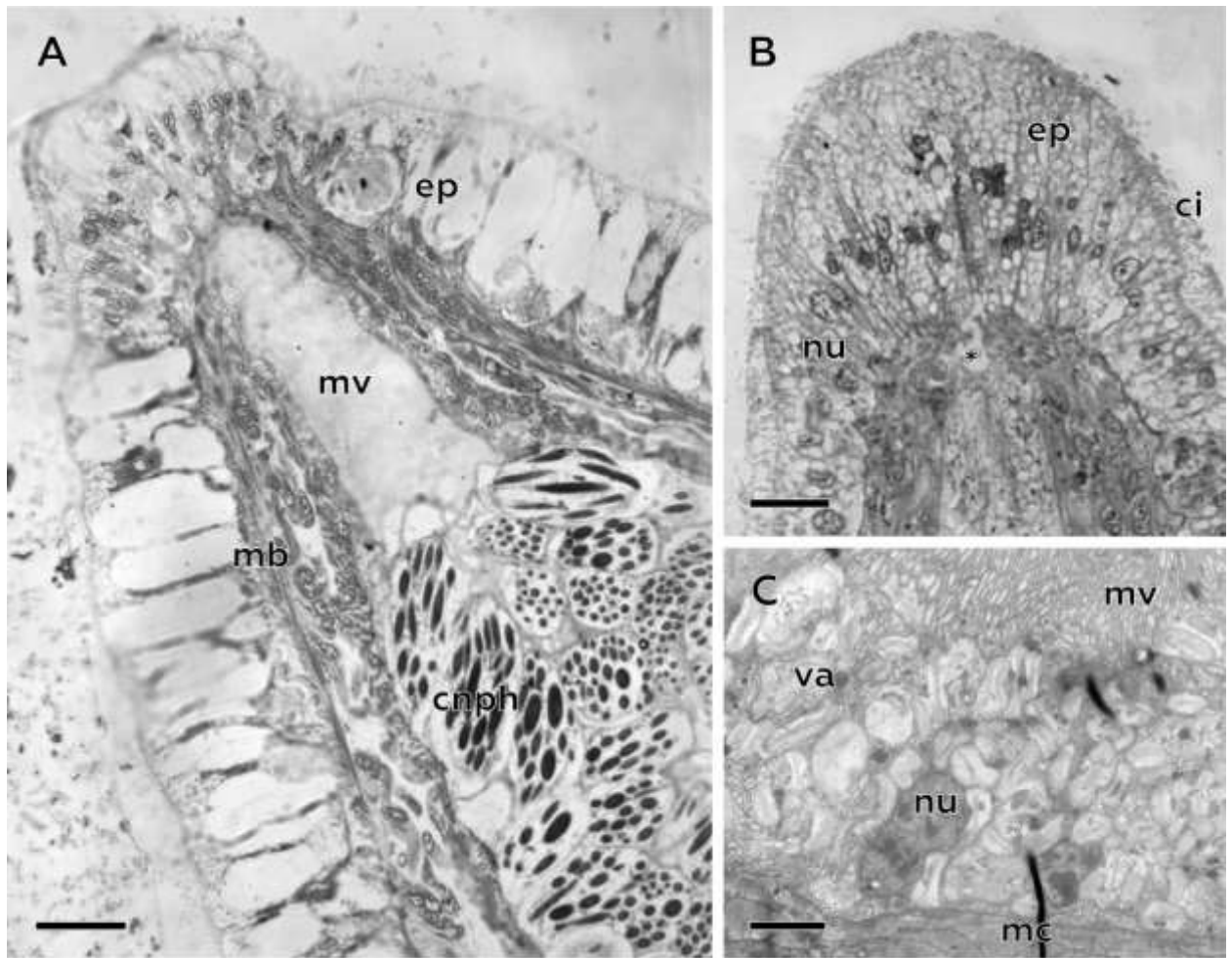


Рисунок 4.1.12 Строение зоны книдопора у *A. papillosa*. А – апикальная часть цераты, продольный полутонкий срез; В – апикальный кончик цераты с видимым разрывом базальной пластинки, продольный полутонкий срез; С – ультратонкий поперечный срез гастродермальной выстилки книдосака в зоне книдопора, ТЭМ. *ci* – ресничка; *cnph* – книдофаги; *ep* – эпидермис; *mb* – мышечная обкладка стенки тела; *mc* – мышечная обкладка книдосака; *mv* – микроворсинки; *nu* – ядра; *va* – вакуоли с хитиновыми веретенами. Масштабные линейки: А, В – 10 мкм; С – 2 мкм.

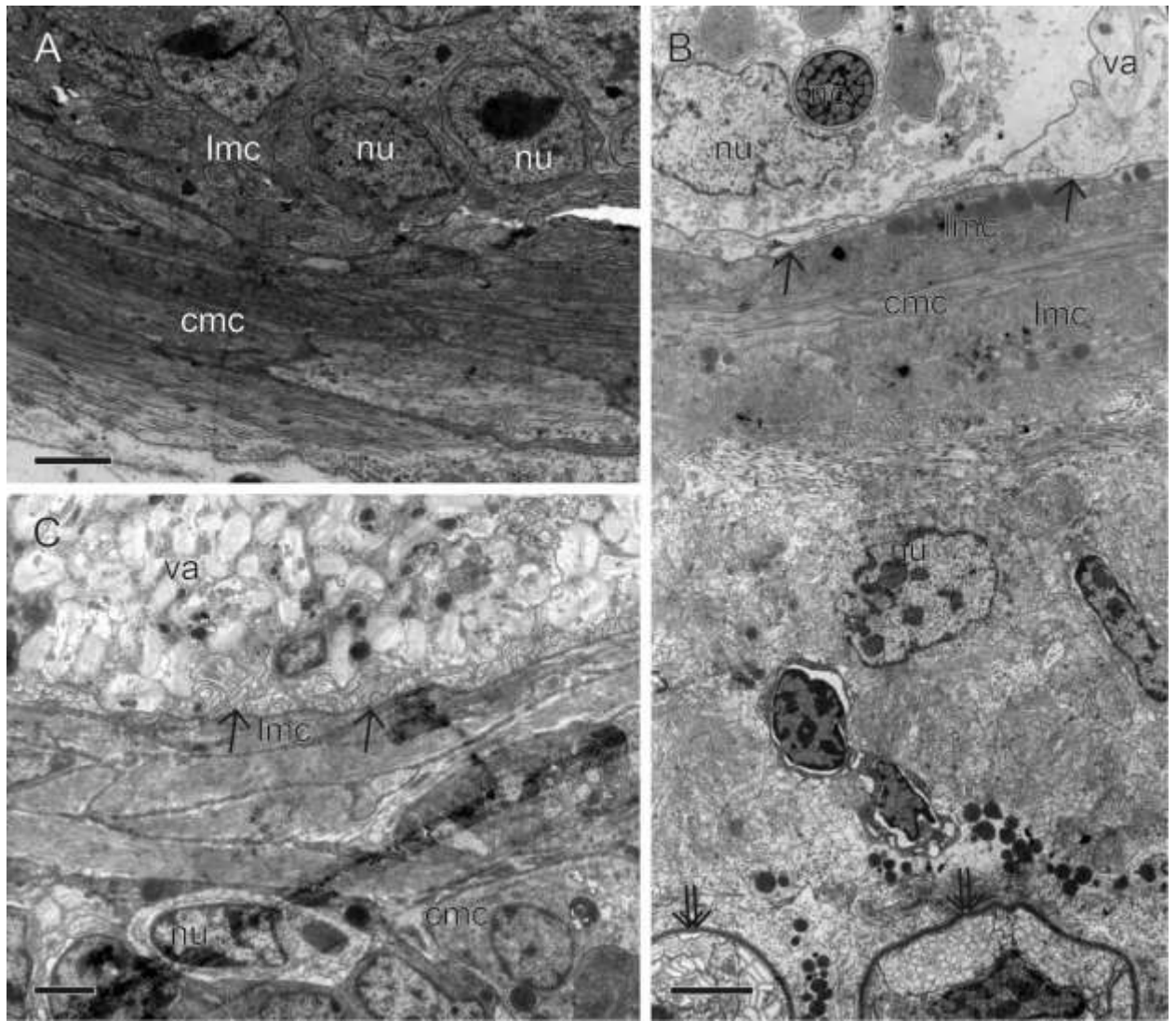


Рисунок 4.1.13. Мускулатура кнidosака *A. papillosa*, ультратонкие поперечные срезы, ТЭМ. А – мышечный слой в зоне пролиферации; В – мышечный слой зоны книдофагов; С – мышечный слой зоны книдопора. Одиночные стрелки указывают на базальную пластинку гастродермиса кнidosака; двойные стрелки указывают на базальную пластинку эпидермиса; cmc – кольцевые мышцы кнidosака; lmc – продольные мышцы кнidosака; nu – нематоциста; nu – ядро; va – вакуоли с хитиновыми гранулами. Масштабные линейки: 2 мкм.

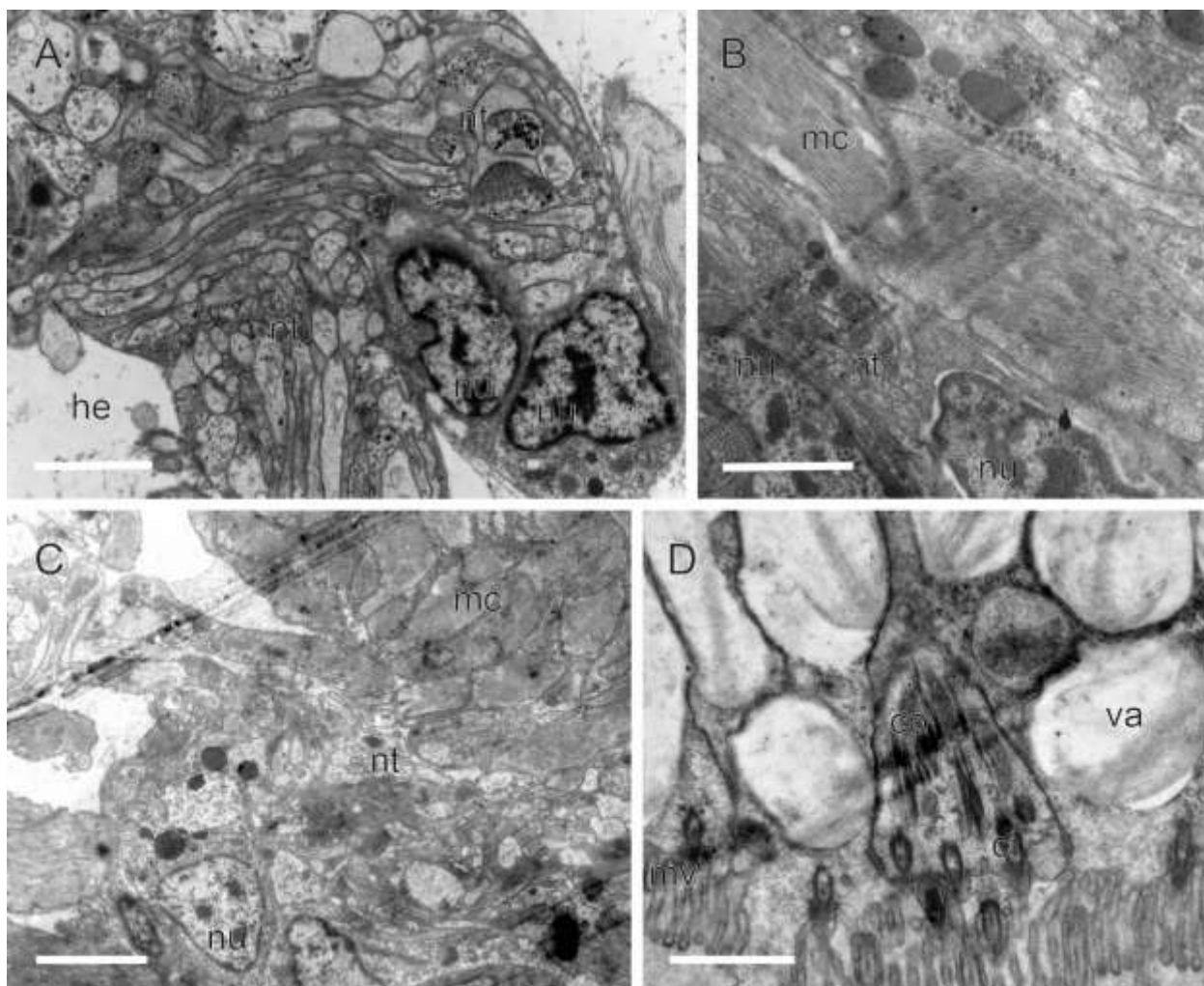


Рисунок 4.1.14 Элементы нервной системы в апикальной части цераты *A. papillosa*, ультратонкие поперечные срезы, ТЭМ. А – пучок мышечных волокон, пересекающий гемоцель; В – пучок нервных волокон в толще мышечного слоя зоны книдофагов; С – пучок мышечных волокон, проникающих в лой мускулатуры книдосака из гемоцеля; D – предположительно сенсорная клетка в эпидермисе дистальной части цераты. *ci* – ресничка; *co* – ресничная клетка; *he* – гемоцель; *mc* – мышечная обкладка книдосака; *mv* – микроворсинки; *nt* – пучок нервных волокон; *nu* – ядра; *va* – вакуоли с хитиновыми гранулами.

Масштабная линейка – 2 мкм.

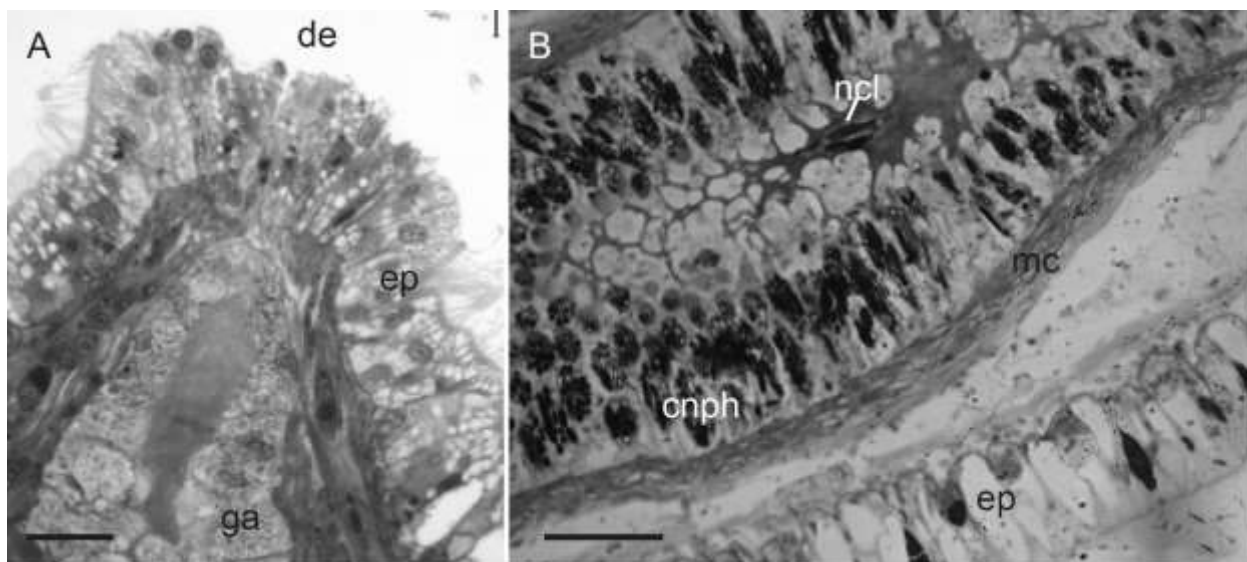


Рисунок 4.1.15 Гистологическое строение апикального конца цераты *A. papillosa* после выстреливания (световая микроскопия). А – апикальный конец цераты, В – зона книдофагов. de – частично разрушенный эпидермис на вершине цераты; cnph – книдофаги; ep – эпидермис; ga – гастродермис; mc – мускулатура книдосака; ncl – нематоциты в просвете книдосака.

Масштабные линейки: А – 15 мкм; В – 20 мкм.

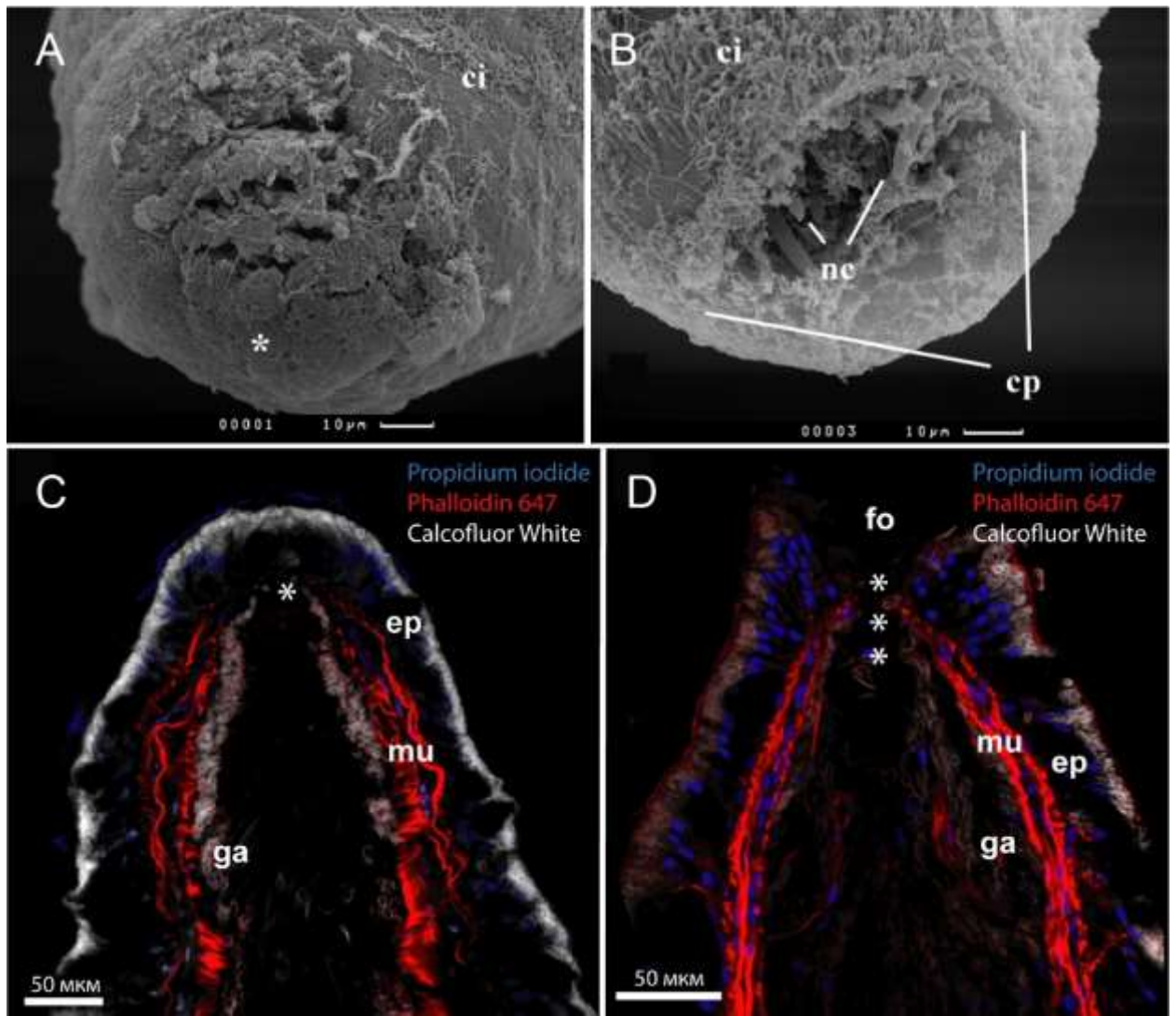


Рис. 4.1.16. Строение апикального конца цераты *A. papillosa* до выстреливания клеточкнид (А, В) (повторяет Рис. 4.1.4) и непосредственно после их выстреливания (С, D). Рис. А, В – сканирующая электронная микроскопия, С, D – конфокальная лазерная сканирующая микроскопия. Звездочки указывают на книдопор; *ci* – реснички эпидермальных клеток; *cr* – воронка книдопора; *ep* – эпидермис; *fo* – воронковидное отверстие на вершине цераты; *ga* – гастродермис книдосака; *mu* – мускулатура, *nc* – нематоцисты.

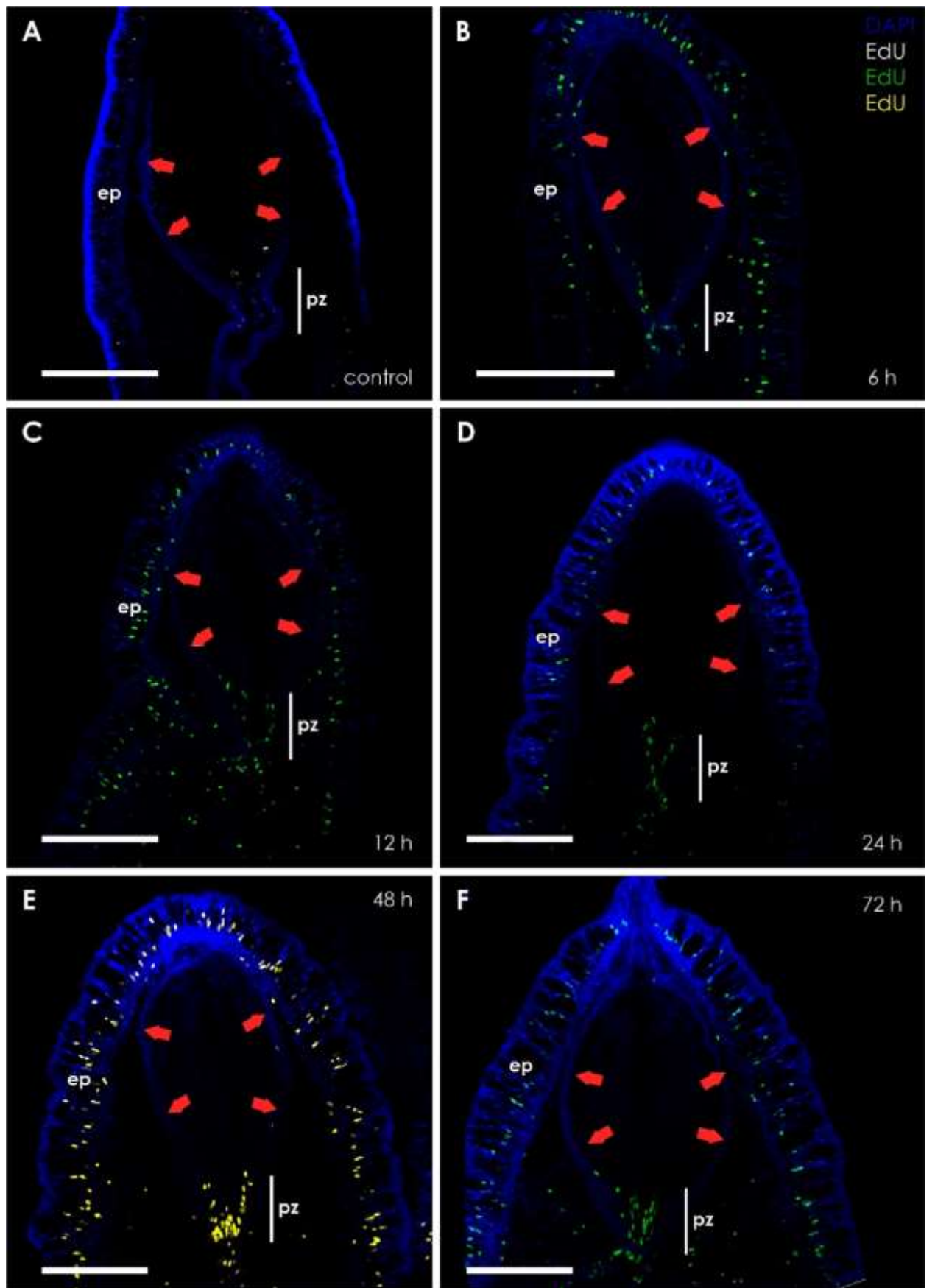


Рисунок 4.1.17 Локализация метки EdU (белый, желтый и зеленый цвет) и окраска DAPI (синий цвет) на продольных оптических срезах церат *A. papillosa* (КЛСМ). А – контроль; В – инкубация 6 часов; С - инкубация 12 часов; D - инкубация 24 часа; Е – инкубация 48 часов; F –инкубация 72 часа. Красным стрелками показаны контуры кнidosака, ер – эпидермис, рz – зона пролиферации.

Масштабные линейки: 50 мкм.

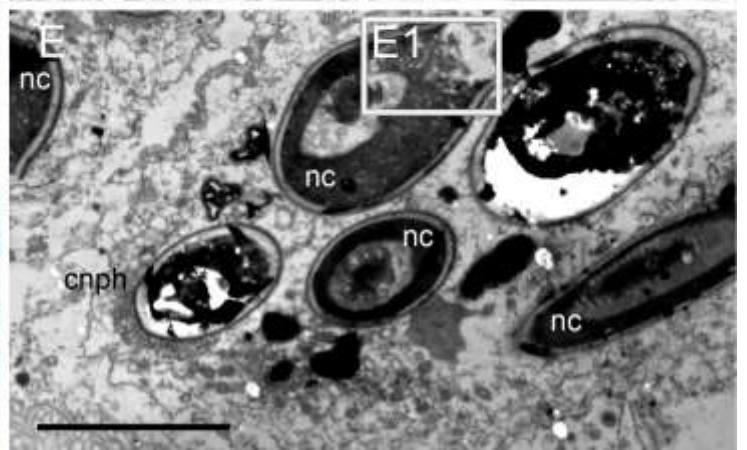
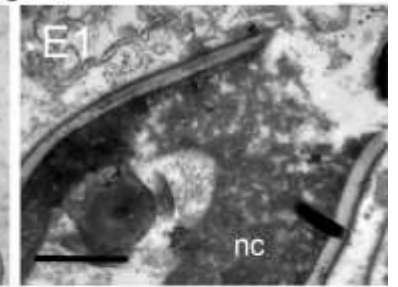
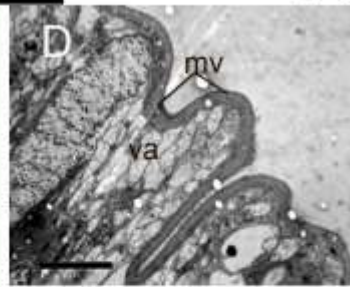
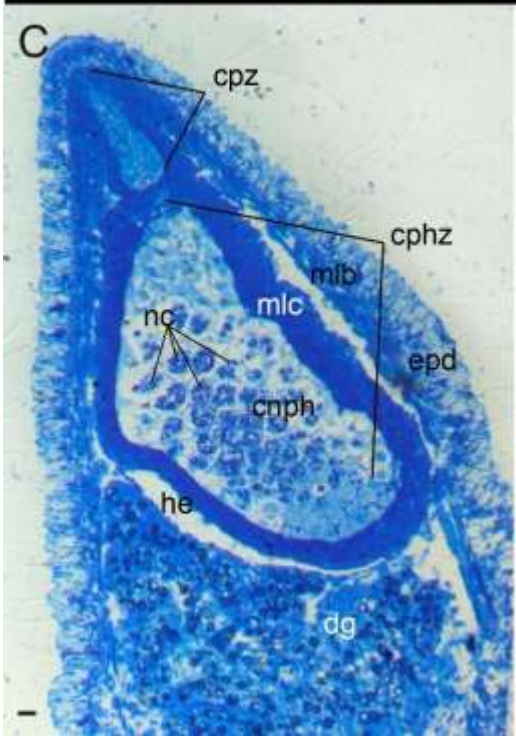
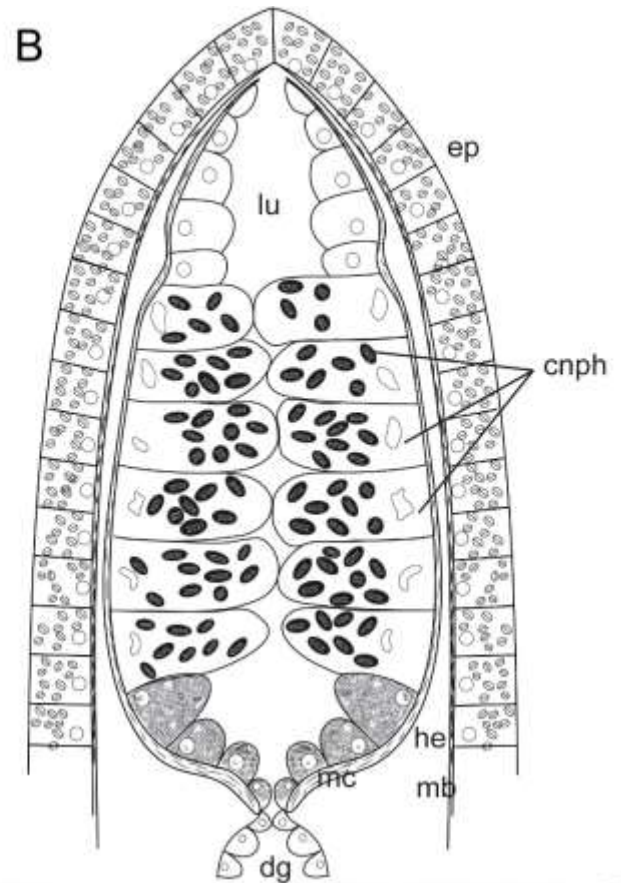


Рисунок 4.2.1 Строение квидосака *Spurilla neapolitana*. А – прижизненная фотография моллюска (фотография Гианни Колюцци, salentosommerso.it). В – схема строения квидосака. С – парасагиттальный полутонкий срез через апикальную часть цераты, световая микроскопия; D – эпидермис цераты, продольный срез, ТЭМ; E – зона квидофагов, продольный срез, ТЭМ; C1 – деградировавшая нематоциста, ТЭМ. Spz – зона квидопора; spnh – квидофаги; sphz – зона квидофагов; dg – пищеварительная железа; ep – эпидермис; epd – эпидермис цераты; he – гемоцель; lu – люмен; mlb – мышечный слой стенки тела; mlc – мышечный слой квидосака; nc – нематоциста; va – вакуоли с хитиновыми веретенами. Масштабные линейки: 5мкм.

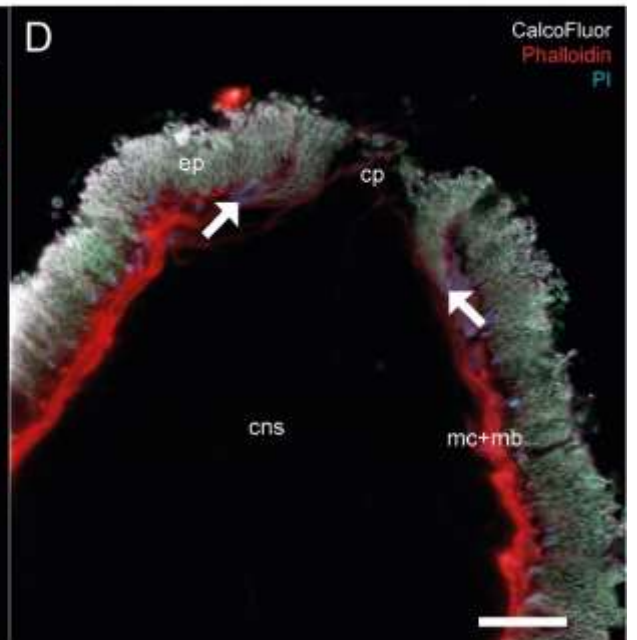
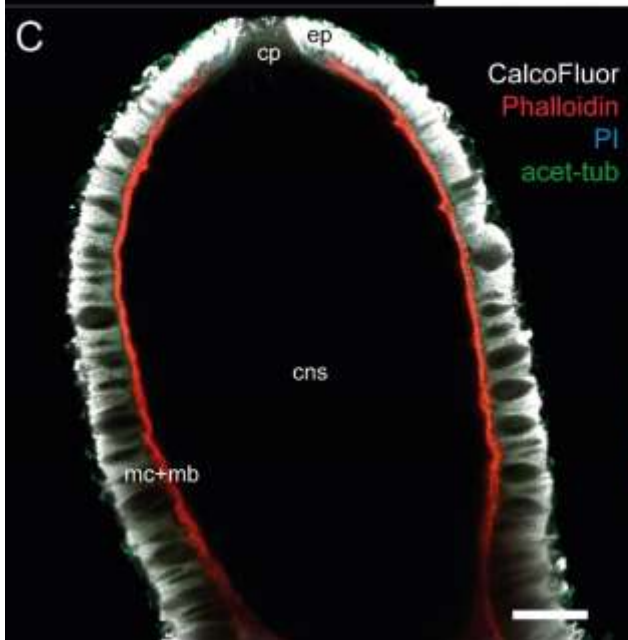
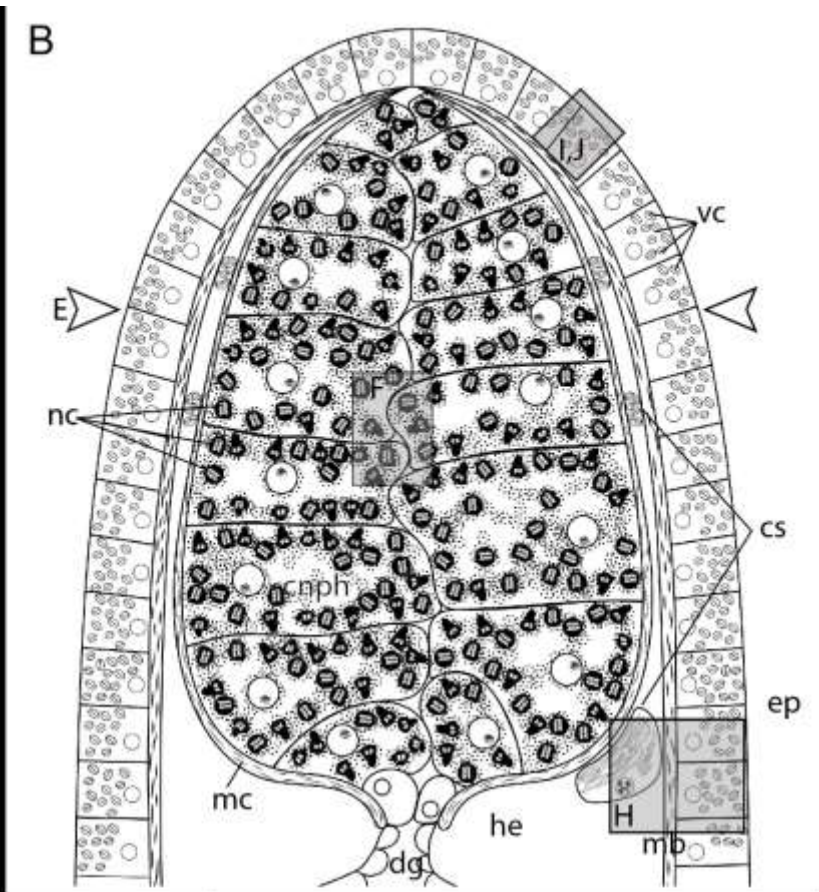


Рисунок 4.2.2 Строение кнidosака *Catriona columbiana* (начало). А – прижизненная фотография моллюска (фотография Т. Антохиной); В - схема строения кнidosака, прямоугольниками и стрелками выделены участки, представленные на электронограммах; С – апикальная часть цераты, оптический срез, КЛСМ; D – книдопор на вершине цераты, оптический срез КЛСМ, белыми стрелками показана инвагинация эпидермиса в просвете книдопора. Spnh – книдофаг; sns – кнidosак; cp – книдопор; cs – *cellules speciale*; dg – пищеварительная железа; ep – эпидермис; he – гемоцель; ms – мускулатура кнidosака; mb – мускулатура стенки тела; nc – нематоциста; vc – вакуоли с хитиновыми гранулами.

Масштабные линейки: С, D – 20 мкм.

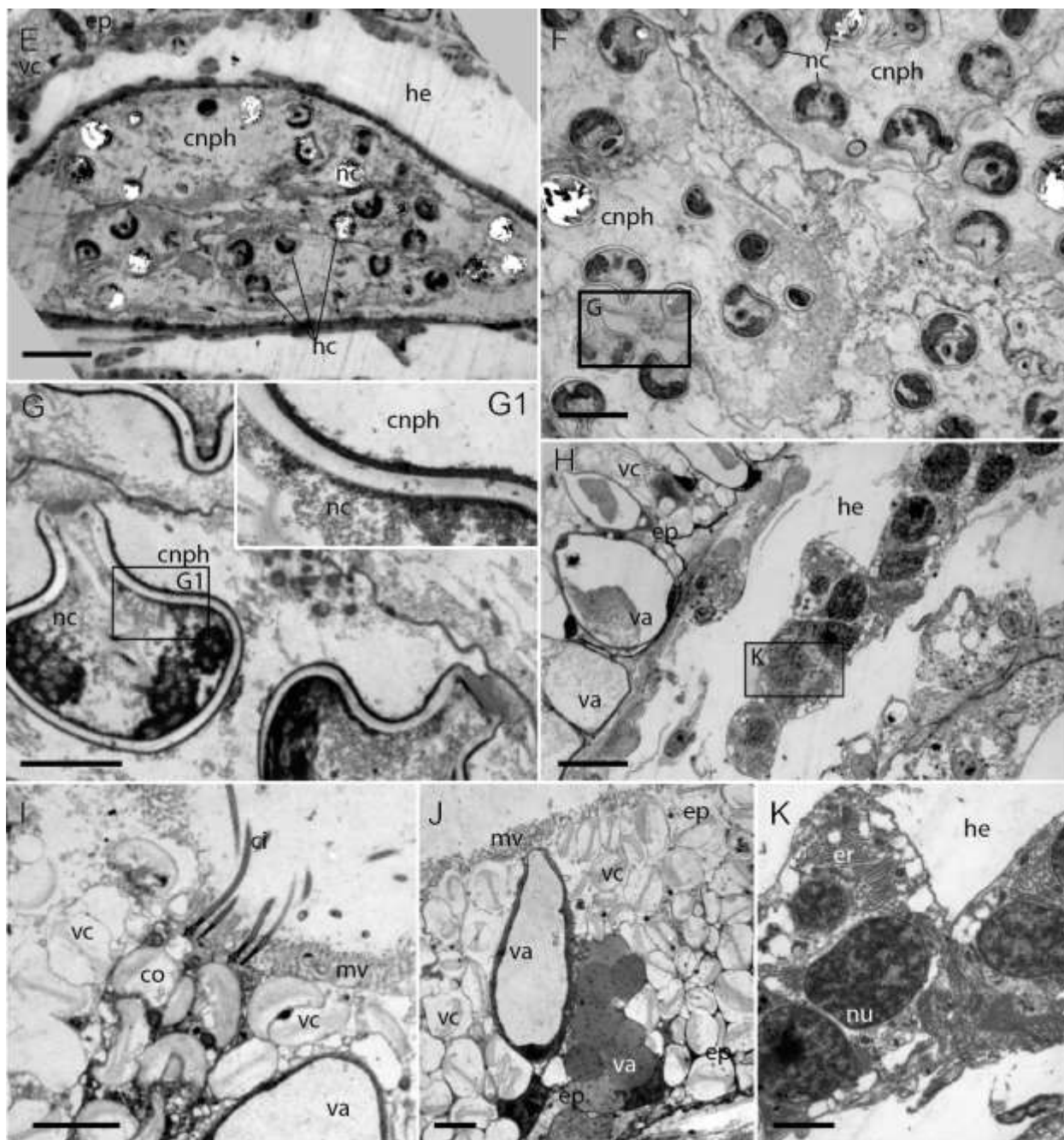


Рисунок 4.2.2 Строение кнidosака *Catriona columbiana* (продолжение).

Е – поперечный срез через кнidosак, ТЭМ; F – нематоцисты в цитоплазме книдофага, ТЭМ; G – нематоцисты в апикальной части книдофага, на врезке G1 показан контакт стенки нематоцисты с цитоплазмой книдофага, ТЭМ; H, K – *cellules speciale* в гемоцеле, ТЭМ; I, J – эпидермис апикальной части цераты, ТЭМ. ci – реснички; co – ресничная клетка, предположительно выполняющая роль чувствительной; cnph – книдофаг; he – гемоцель; ep – эпидермис; er – эндоплазматический ретикулум; nc – нематоцист; nu – ядро; mv – микроворсинки; va – вакуоли; vc – вакуоли с хитиновыми гранулами. Масштабная линейка: E – 20 мкм; F – 12 мкм; H – 5 мкм; G, K, I, J – 2 мкм.

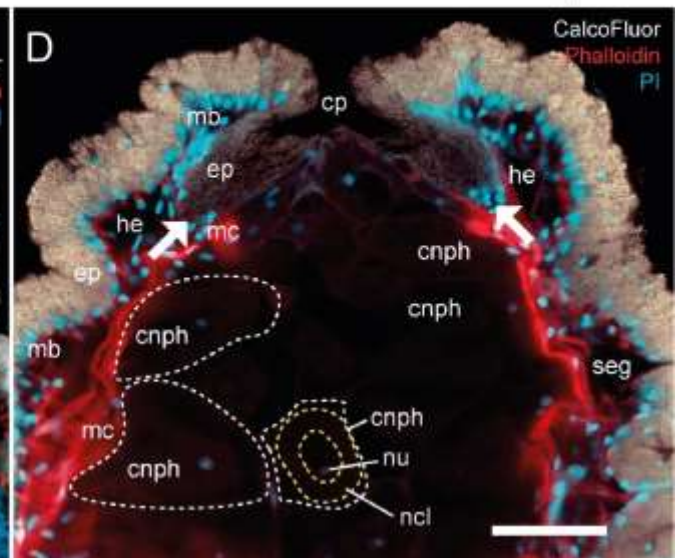
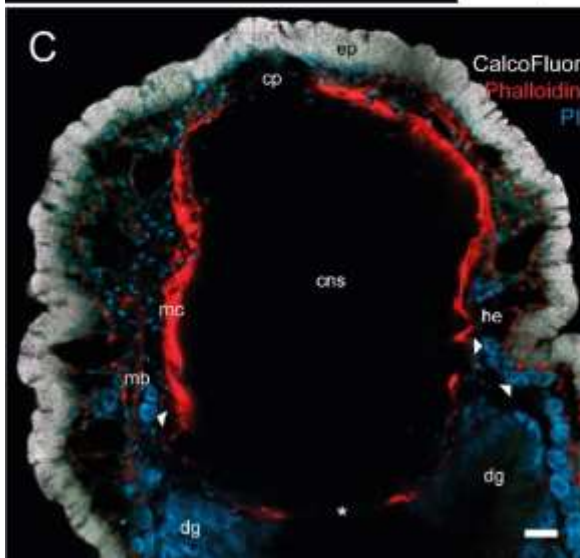
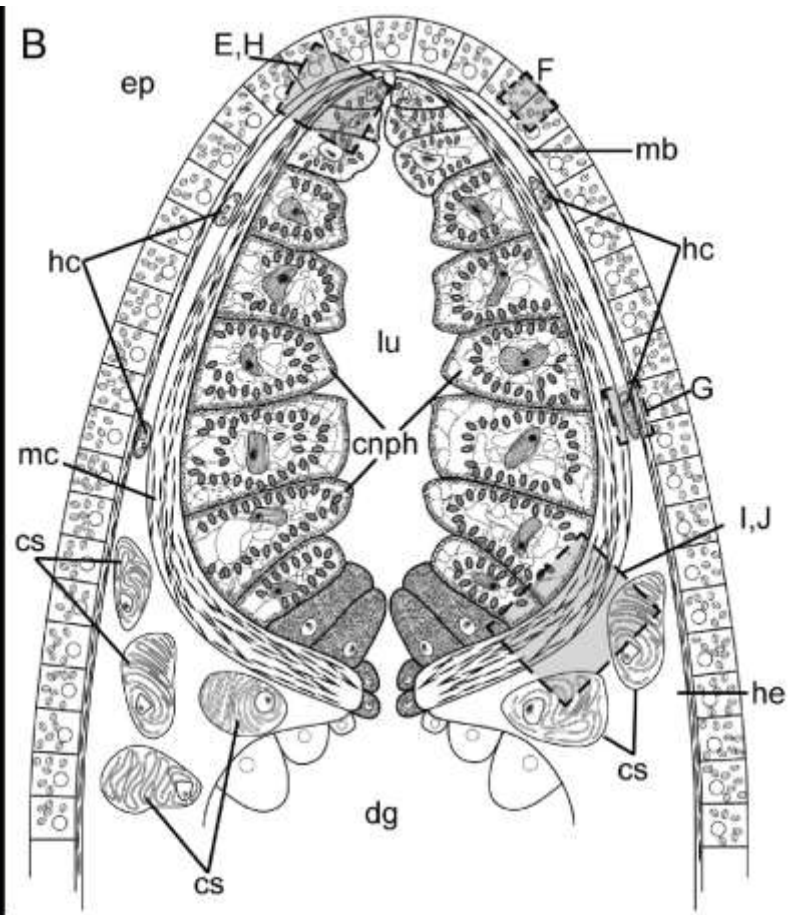


Рисунок 4.2.3 Строение кнidosака *Cuthona nana* (начало). А – прижизненная фотография моллюска (фотография Т. Антохиной); В – схема строения кнidosака, прямоугольниками выделены участки, представленные на электронограммах; С – апикальная часть цераты, оптический срез, КЛСМ; D – область книдопора, оптический срез, КЛСМ. Белыми треугольниками указаны *cellules speciale*, которые ярко окрашиваются ядерным красителем из-за высокой синтетической активности (синтез РНК-матриц), белыми стрелками указана инвагинация эпидермиса в районе книдопора. Snph – книдофаг; sns – кнidosак; sp – книдопор; cs – *cellules speciale*; dg – пищеварительная железа; ep – эпидермис; hc – клетки гемоцеля с хитиновыми гранулами; he – гемоцель; lu – люмен; mc – мускулатура кнidosака; mb – мускулатура стенки тела; nc – нематоцисты; ncl – слой нематоцист в книдофаге; nu – ядро; seg – субэпидермальные одноклеточные железы; vc – вакуоли с хитиновыми гранулами. Масштабная линейка: С, D – 20 мкм.

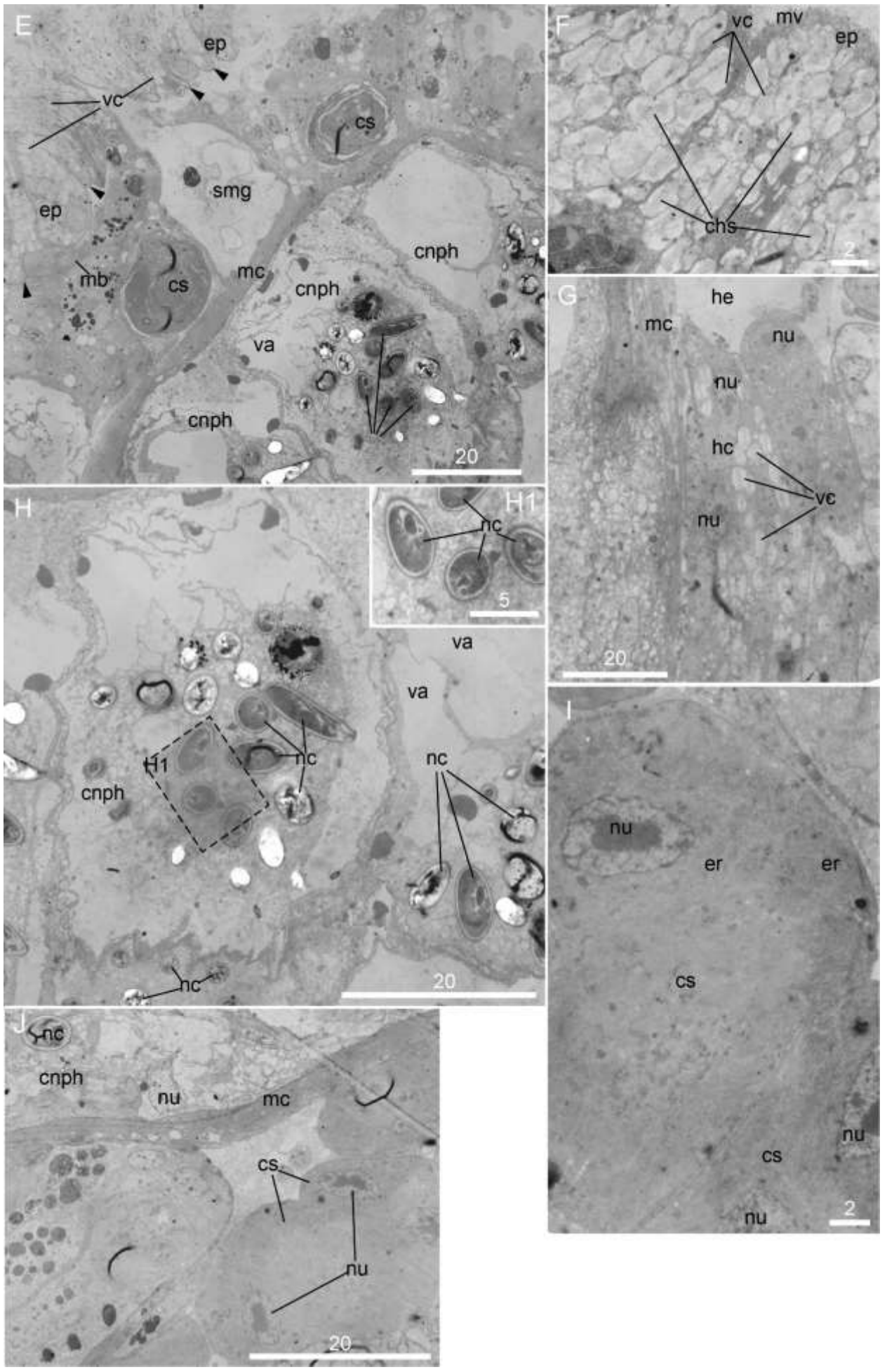


Рисунок 4.2.3 Строение кнidosака *Cuthona nana* (продолжение). E – парасагиттальный срез через вершину цераты, ТЭМ; F – эпидермис апикальной части цераты, продольный срез, ТЭМ; G – клетки с вакуолями, содержащими хитиновые веретена, в гемоцеле, продольный срез, ТЭМ; H – книдофаги с нематоцистами в цитоплазме, на врезке H1 показаны нематоцисты при большем увеличении, продольный срез, ТЭМ; I – *cellules speciale* в гемоцеле, ТЭМ; J – группа *cellules speciale* в гемоцеле, продольный срез, ТЭМ. Черные треугольники на E обозначают базальную пластинку эпидермиса; *snph* – книдофаг; *chs* – хитиновые гранулы; *cs* – *cellules speciale*; *dg* – пищеварительная железа; *ep* – эпидермис; *er* – эндоплазматический ретикулум; *hc* – клетки с вакуолями с хитиновыми гранулами; *he* – гемоцель; *lu* – люмен; *mb* – мускулатура стенки тела; *mc* – мышечная обкладка кнidosака; *nu* – ядро; *nc* – нематоцист; *smg* – субэпидермальные одноклеточные слизевые железы; *va* – вакуоли; *vc* – вакуоли с хитиновыми гранулами. Масштабная линейка в мкм.

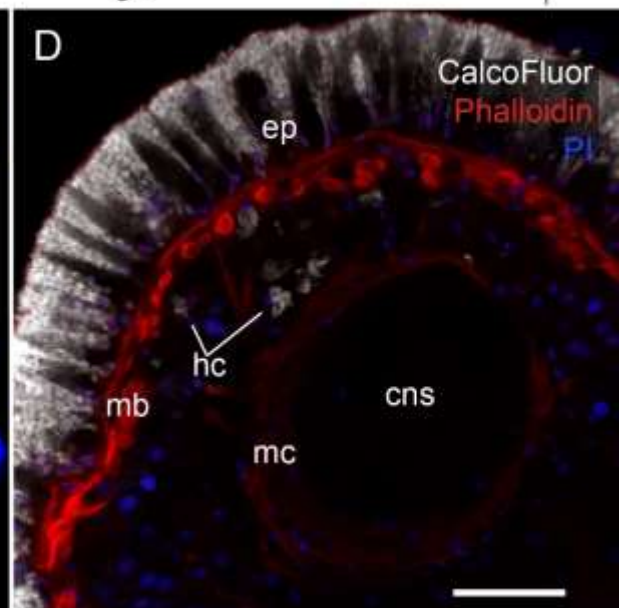
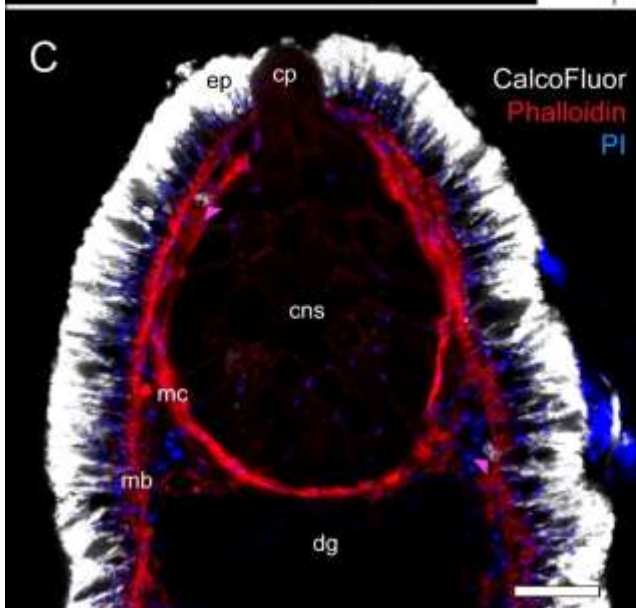
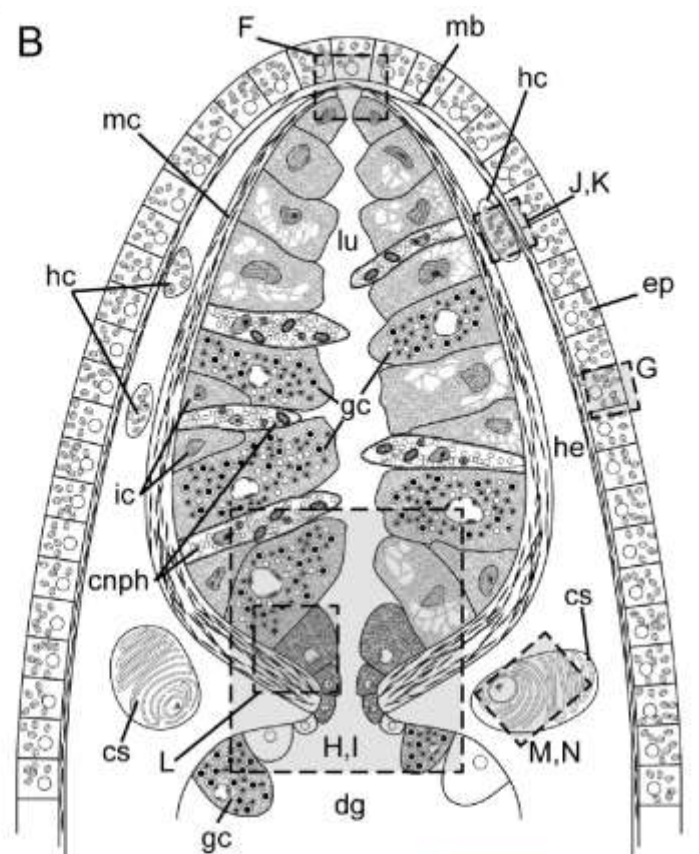


Рисунок 4.2.4 Строение кнidosака *Cuthonella hiemalis* (начало). А – прижизненная фотография моллюска (фотография А. Семенова); В – схема строения кнidosака, прямоугольниками выделены участки, представленные на электронограммах; С – апикальная часть цераты, продольный оптический срез, КЛСМ, розовой стрелкой указано скопление хитиновых гранул в клетке гемоцеля; D – участок поперечного оптического среза вершины цераты, КЛСМ. chs – хитиновые гранулы; snph – книдофаг; sns – кнidosак; cs – *cellules speciale*; dg – пищеварительная железа; ep – эпидермис; gc – клетки с гранулированным содержимым; ic – интерстициальные клетки; hc – клетки с вакуолями с хитиновыми гранулами; he – гемоцель; lu – люмен; mb – мускулатура стенки тела; mc – мышечная обкладка кнidosака. Масштабная линейка: С, D – 20 мкм.

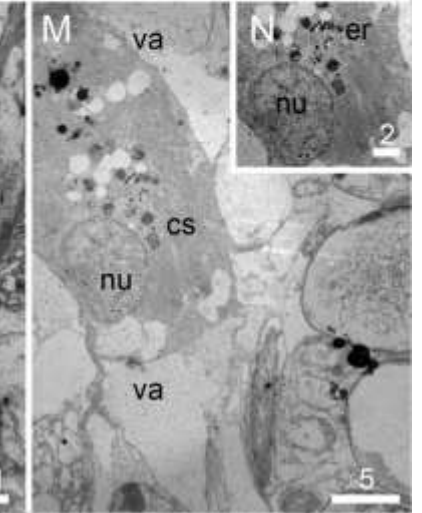
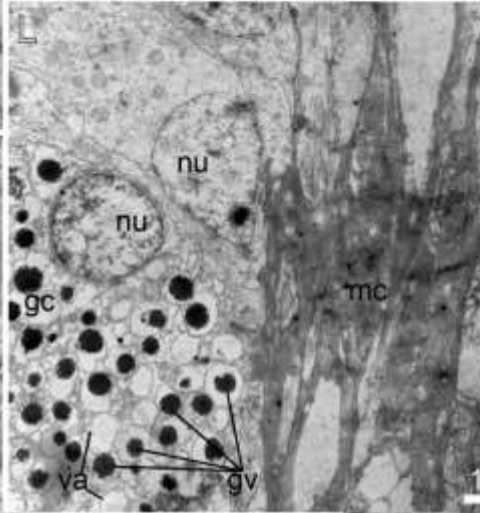
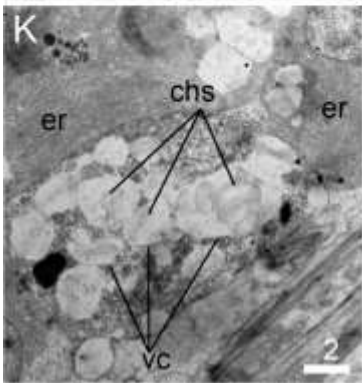
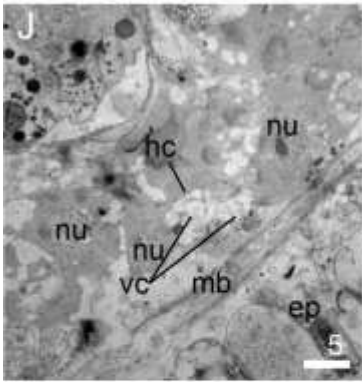
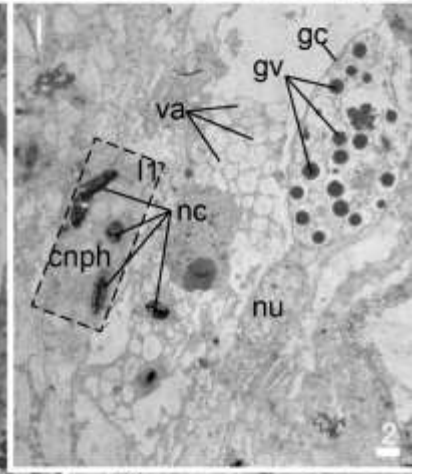
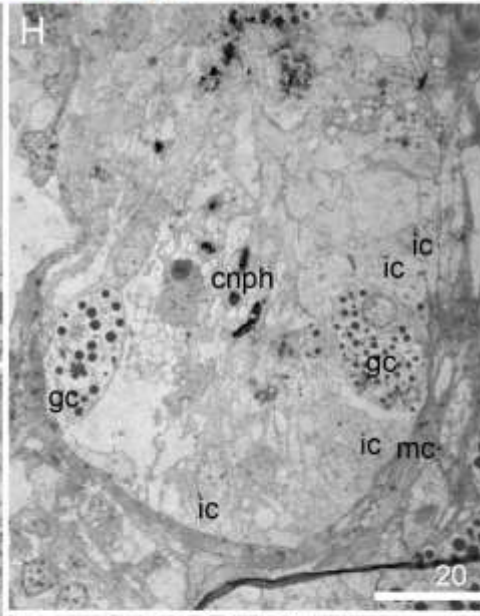
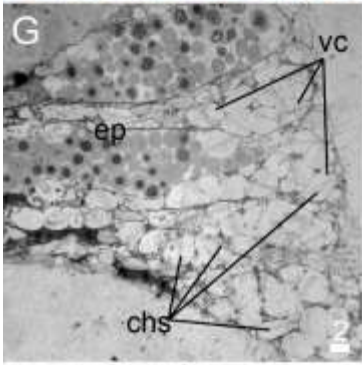
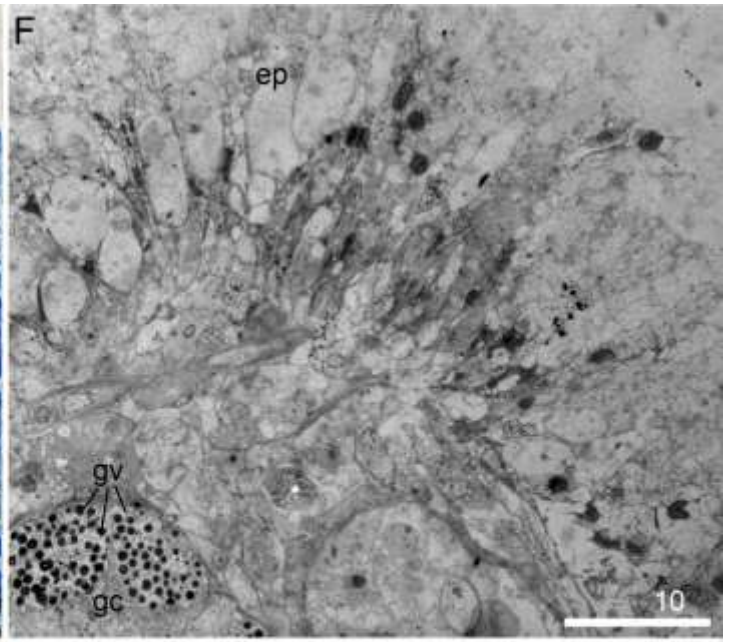
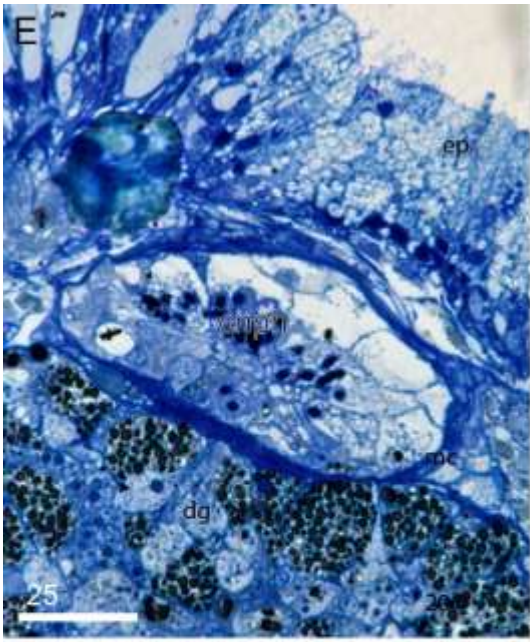


Рисунок 4.2.4 Строение кнidosака *Cuthonella hiemalis* (продолжение). E – парасагиттальный срез через вершину цераты, полутонкий срез, световая микроскопия; F – участок парасагиттального среза апикальной части цераты, ТЭМ; G – эпидермис апикальной части цераты в участке, показанном на рис. 4.2.4 B как G, ТЭМ; H – продольный срез базальной части кнidosака в области показано на рис. 4.2.4 как H, ТЭМ; I – зона книдофагов, на врезке II – увеличенное изображение нематоцист, ТЭМ; J – клетки гемоцеля в участке, показанном на рис. 4.2.4 B как J, K, ТЭМ; K – увеличенная область рис. J, показаны участок клетки с вакуолями, содержащими хитиновые веретена, и участок *cellules speciale* с развитым шероховатым ретикулюмом и комплексом Гольджи, ТЭМ; L – участок стенки кнidosака в области, показанной на рис. 4.2.4 B как L, ТЭМ; M – участок гемоцеля с *cellules speciale* в области, показанной на рис. 4.2.4 B как M, N, ТЭМ; N – участок *cellules speciale* с ядром и комплексами Гольджи, ТЭМ. cnph – книдофаг; chs – хитиновые гранулы; cs – *cellules speciale*; dg – пищеварительная железа; ep – эпидермис; er – эндоплазматический ретикулум; gc – клетки с гранулированным содержимым; gv – везикулы с электронно-плотным содержимым; ic – интерстициальные клетки; hc – клетки с вакуолями с хитиновыми гранулами; he – гемоцель; lu – люмен; mb – мускулатура стенки тела; mc – мышечная обкладка кнidosака; nu – ядро; nc – нематоциста; va – вакуоль; vc – вакуоль с хитиновыми гранулами.

Масштабная линейка в мкм.

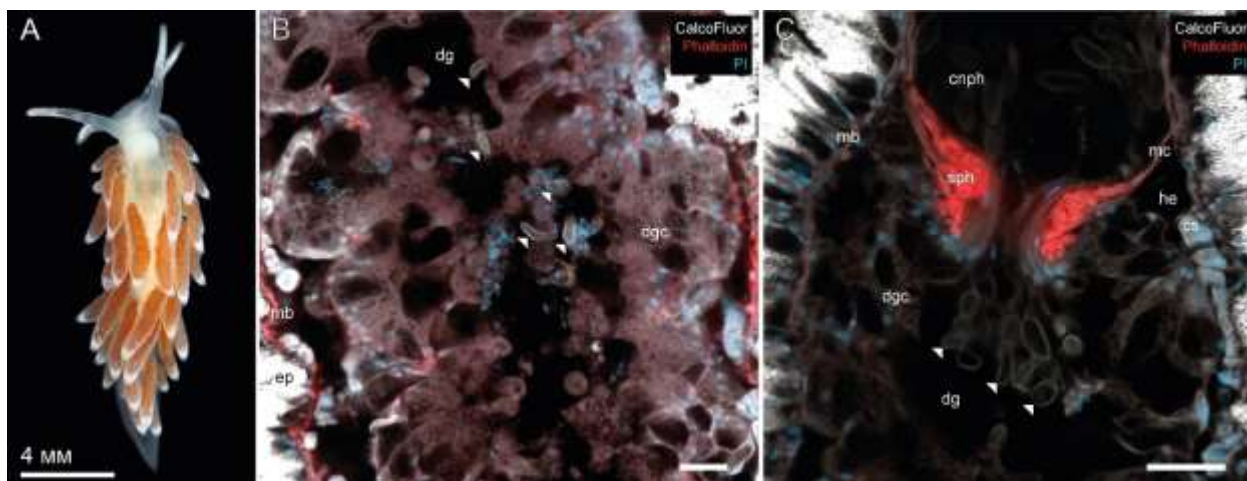


Рисунок 4.2.5 Строение кнidosака *Cuthonella concinna*. А – прижизненная фотография моллюска (фотография Т. Антохиной); В – продольный оптический срез пищеварительной железы, белыми треугольниками отмечены немацисты в просвете пищеварительной железы, КЛСМ; С – основание кнidosака, белыми треугольниками отмечены немацисты, КЛСМ. Cs – *cellules speciale*; chs – хитиновые гранулы; crph – книдофаг; dg – пищеварительная железа; dgc – клетки пищеварительной железы; ep – эпидермис; he – гемоцель; mb – мускулатура стенки тела; mc – мышечная обкладка кнidosака; sph – сфинктер кнidosака.

Масштабная линейка: В, С – 20 мкм.

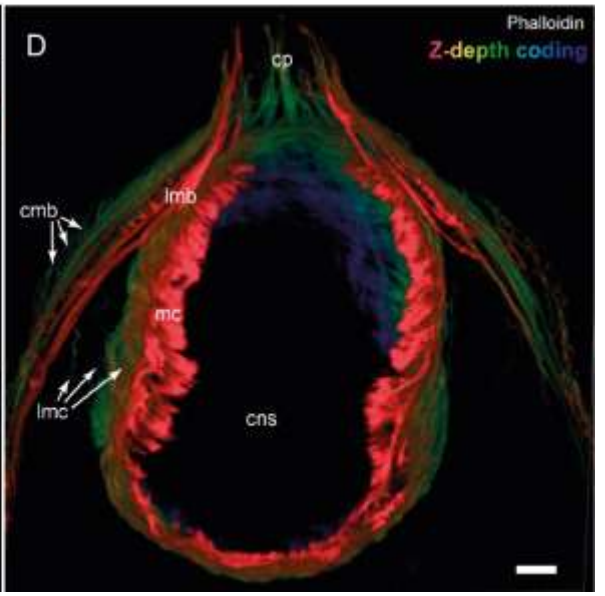
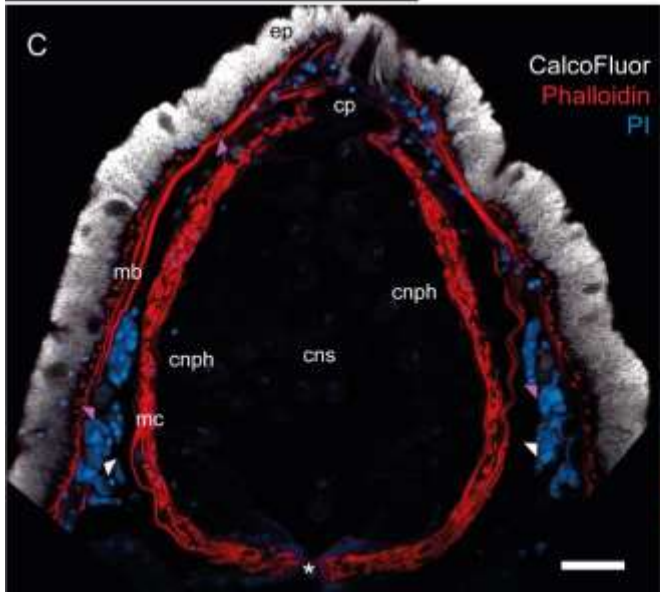
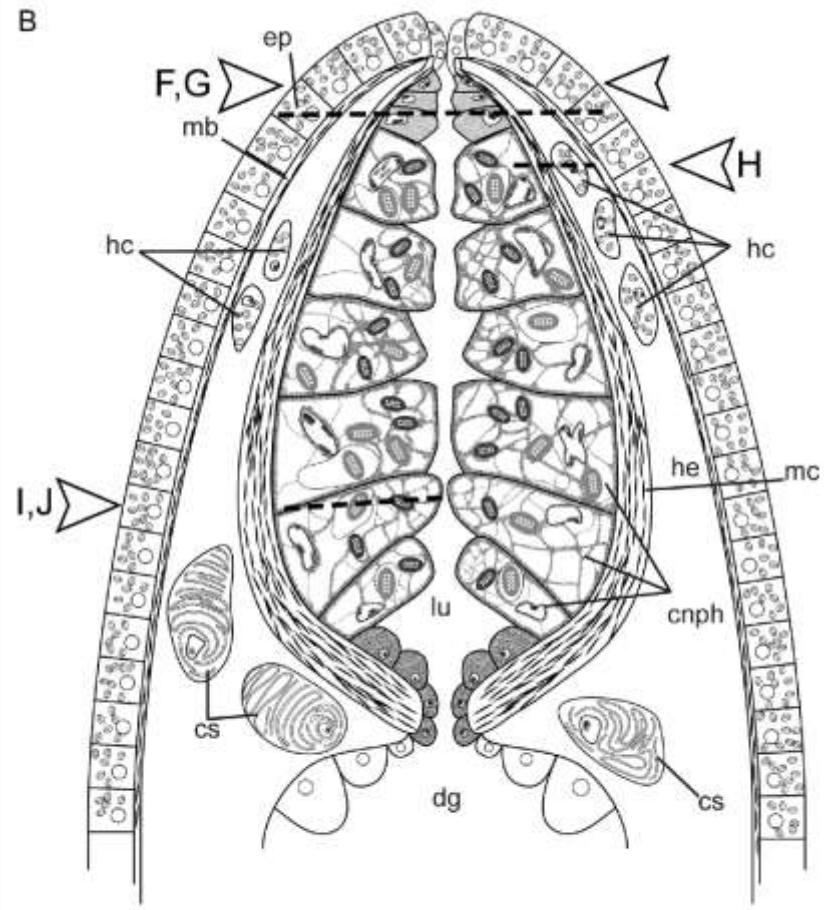


Рисунок 4.2.6 Строение кнidosака *Diaphoreolis viridis* (начало).

А – прижизненная фотография моллюска (фотография Т. Антохиной); В – схема строения кнidosака, показаны уровни поперечных срезов, представленные на электронограммах; С – апикальная часть папиллы, продольный оптический срез, КЛСМ; D – мышечная обкладка кнidosака, окраска Phalloidin (на актин), 3D-модель послойной съемки (толщина 100 мкм), цвет зависит от положения слоя относительно наблюдателя от красного (наиболее близкого) к синему (наиболее дальнему). Звездочкой показан просвет сфинктера кнidosака. Белыми треугольниками указаны *cellules speciale*, которые ярко окрашиваются ядерным красителем из-за высокой синтетической активности (синтез РНК-матриц), розовыми треугольниками – клетки с хитиновыми гранулами в гемоцеле. Stb – кольцевая мускулатура стенки тела; snph – книдофаг; sns – кнidosак; sp – книдопор; cs – *cellules speciale*; dg – пищеварительная железа; ep – эпидермис; hc – клетки с вакуолями с хитиновыми гранулами; he – гемоцель; lmb – продольная мускулатура стенки тела; lmc – продольная мускулатура кнidosака; lu – люмен; mb – мускулатура стенки тела; mc – мышечная обкладка кнidosака. Масштабная линейка: С, D – 20 мкм.

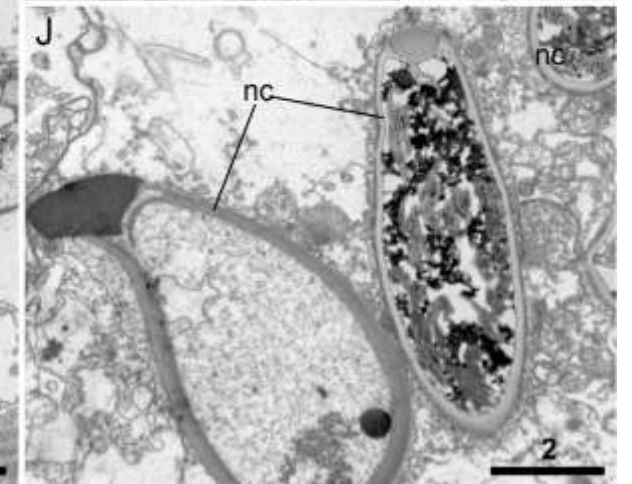
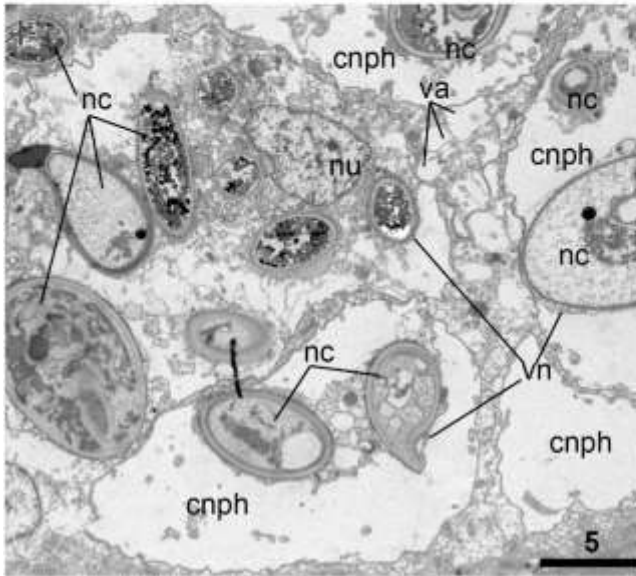
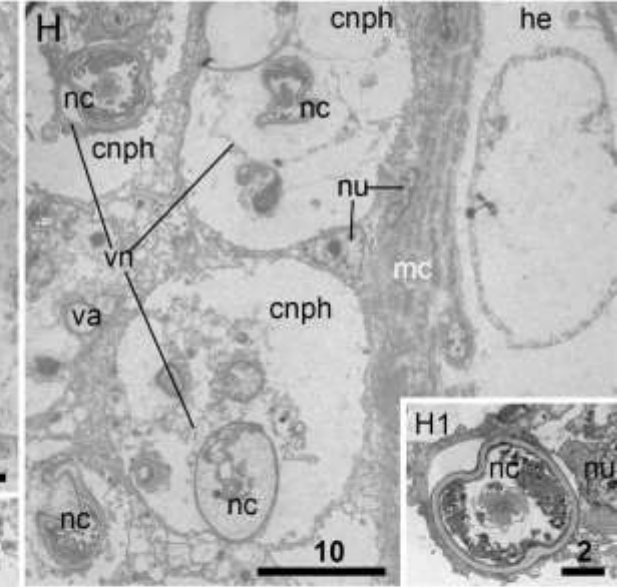
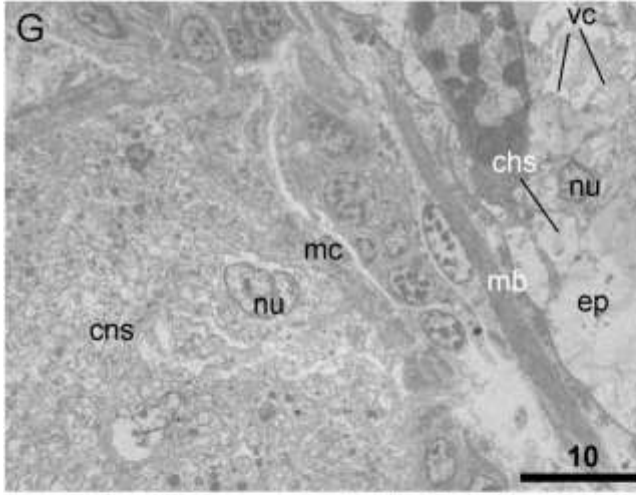
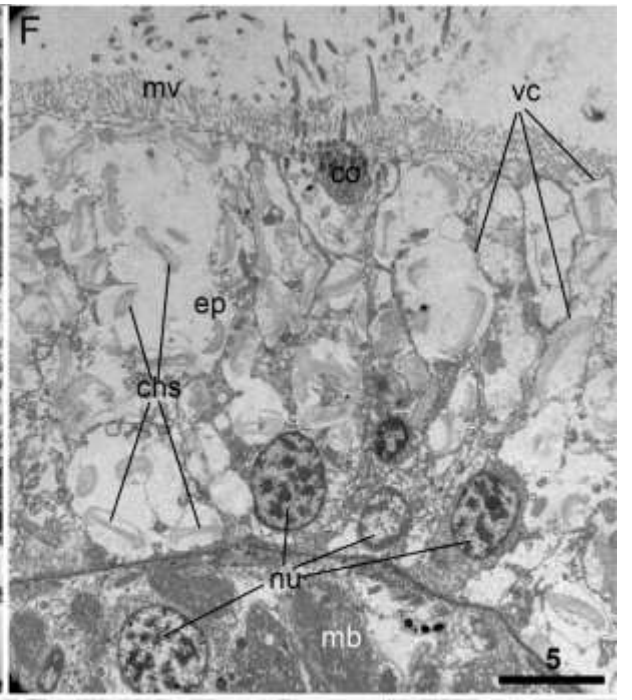
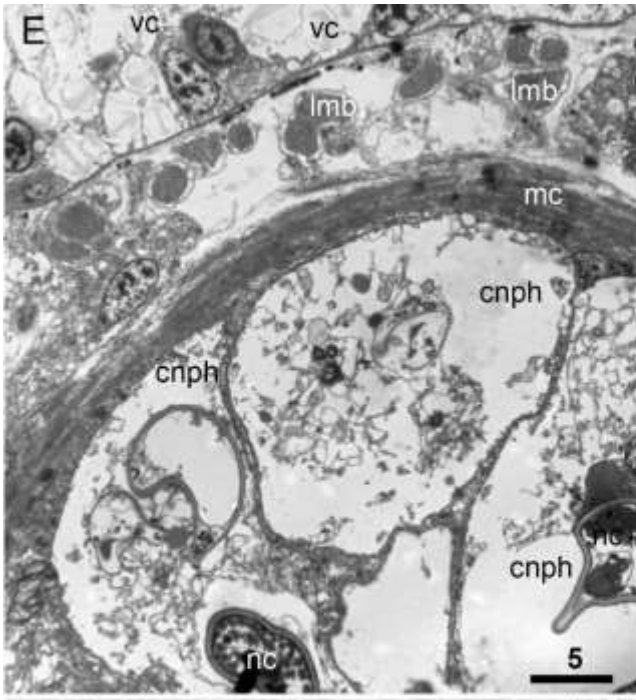


Рисунок 4.2.6 Строение кнidosака *Diaphoreolis viridis* (продолжение).

Е – поперечный срез кнidosака в зоне книдофагов, ТЭМ; F – строение эпидермиса апикальной части цераты, поперечный срез, ТЭМ; G – участок поперечного среза апикальной части кнidosака, ТЭМ; H – книдофаги с нематоцистами, на врезке H1 – увеличенной изображение нематоцисты, ТЭМ; I, J – нематоцисты в книдофагах, ТЭМ. chs – хитиновые гранулы; snph – книдофаг; sns – кнidosак; со – чувствительная клетка (вероятно); cs – *cellules speciale*; dg – пищеварительная железа; ep – эпидермис; hc – клетки с вакуолями с хитиновыми гранулами; he – гемоцель; lmb – продольная мускулатура стенки тела; mb – мускулатура стенки тела; mc – мышечная обкладка кнidosака; mv – микроворсинки; nu – ядро; nc – нематоциста; va – вакуоли; vc – вакуоли с хитиновыми гранулами; vp – фагоцитарная вакуоль. Масштабная линейка в мкм.

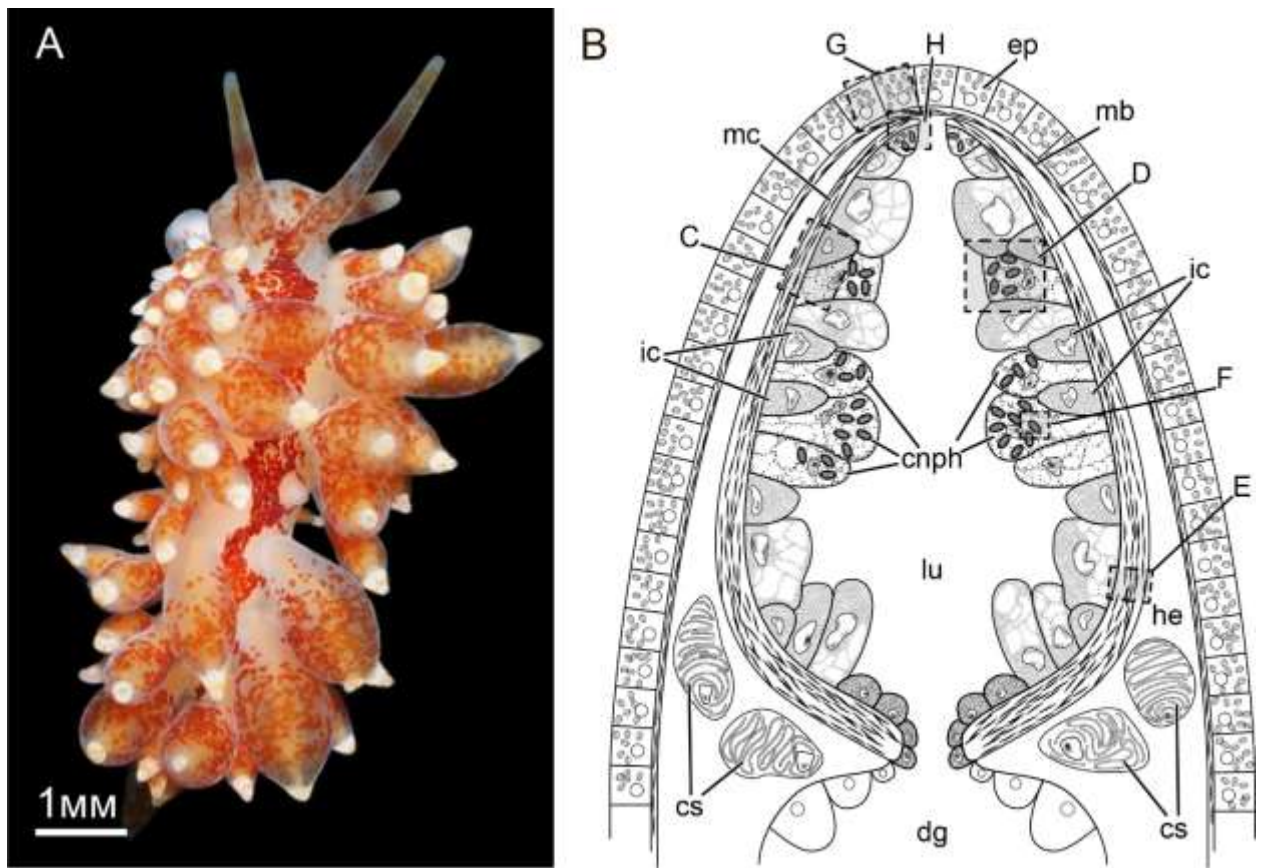


Рисунок 4.2.7 Строение кнidosака *Eubranchus pallidus* (начало). А – внешний вид моллюска (фотография Т. Антохиной); В – схема строения кнidosака, выделены участки, представленные на электронограммах. Сnph – книдофаг; cs – *cellules speciale*; dg – пищеварительная железа; ep – эпидермис; ic – интерстициальные клетки; hc – клетки с вакуолями с хитиновыми гранулами; he – гемоцель; ic – интерстициальные клетки; lu – люмен; mb – мускулатура стенки тела; mc – мышечная обкладка кнidosака.

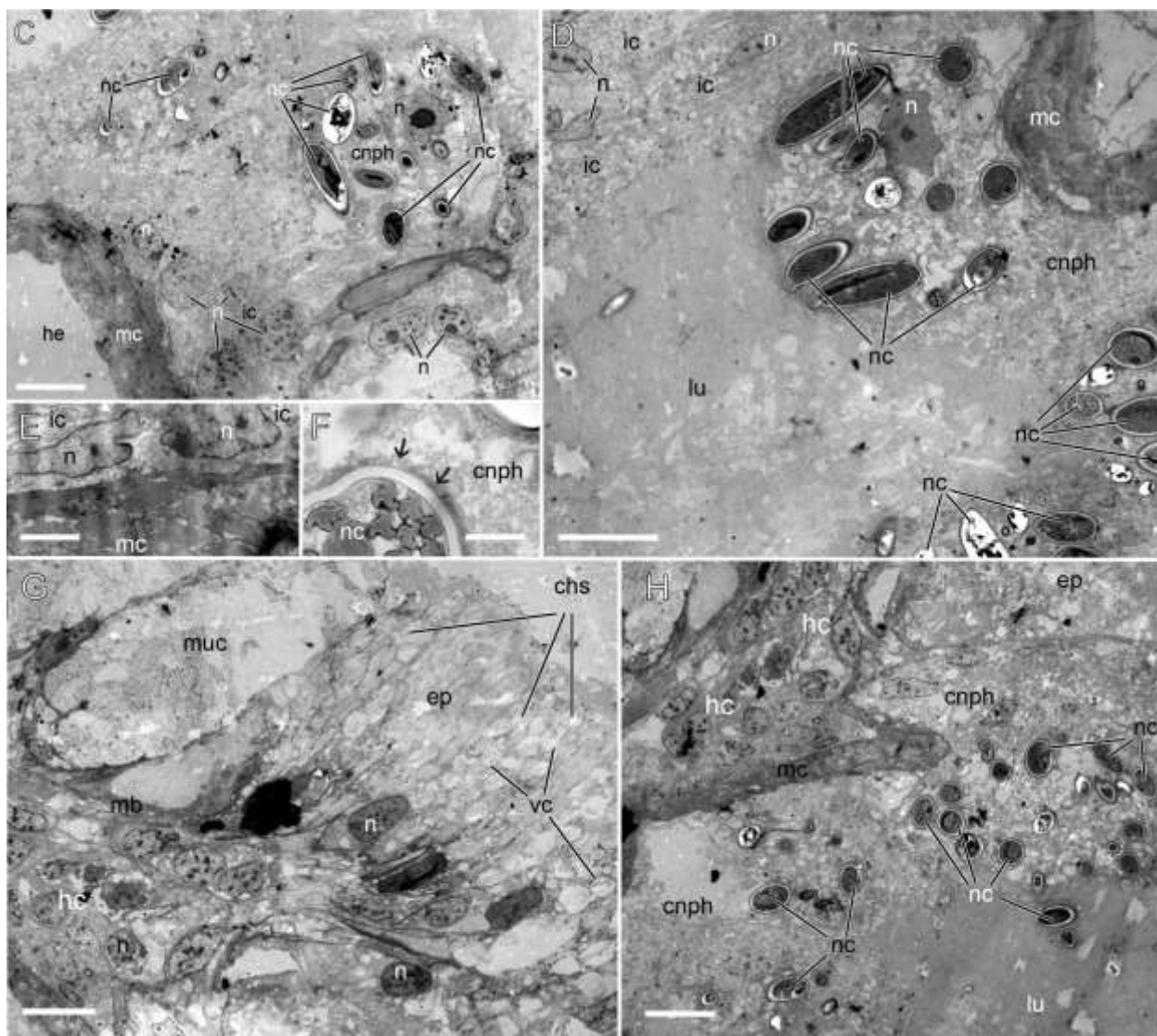


Рис. 4.2.7 Строение кнidosака *Eubranchius pallidus* (продолжение).

С – книдофаги с нематоцистами, продольный срез, ТЭМ; D – участок просвета кнidosака, продольный срез в области, показанной на рис. 4.2.7.D, ТЭМ; E – участок мышечной обкладки кнidosака, ТЭМ; F – стенка нематоцисты в цитоплазме книдофага, черные стрелки указывают на фагоцитарную вакуоль, ТЭМ; G – участок эпидермиса апикальной части цераты, продольный срез, ТЭМ; H – скопление клеток в полости гемоцеля между мышечным слоем подстилающим эпидермис, и мышечной обкладкой кнidosака, продольный срез через область, показанную на рис. 4.2.7 H, ТЭМ. chs – хитиновые гранулы; cnph – книдофаг; dg – пищеварительная железа; ep – эпидермис; ic – интерстициальные клетки; hc – клетки в гемоцеле; lu – люмен; mb –

мускулатура стенки тела; тс – мышечная обкладка кнidosака; тис – слизевые клетки; п – ядро; пс – нематоциста; вс – вакуоли с хитиновыми гранулами.
Масштабная линейка: С,Н – 5мкм; D – 7мкм; G – 2 мкм; E – 1 мкм; F – 400 нм.

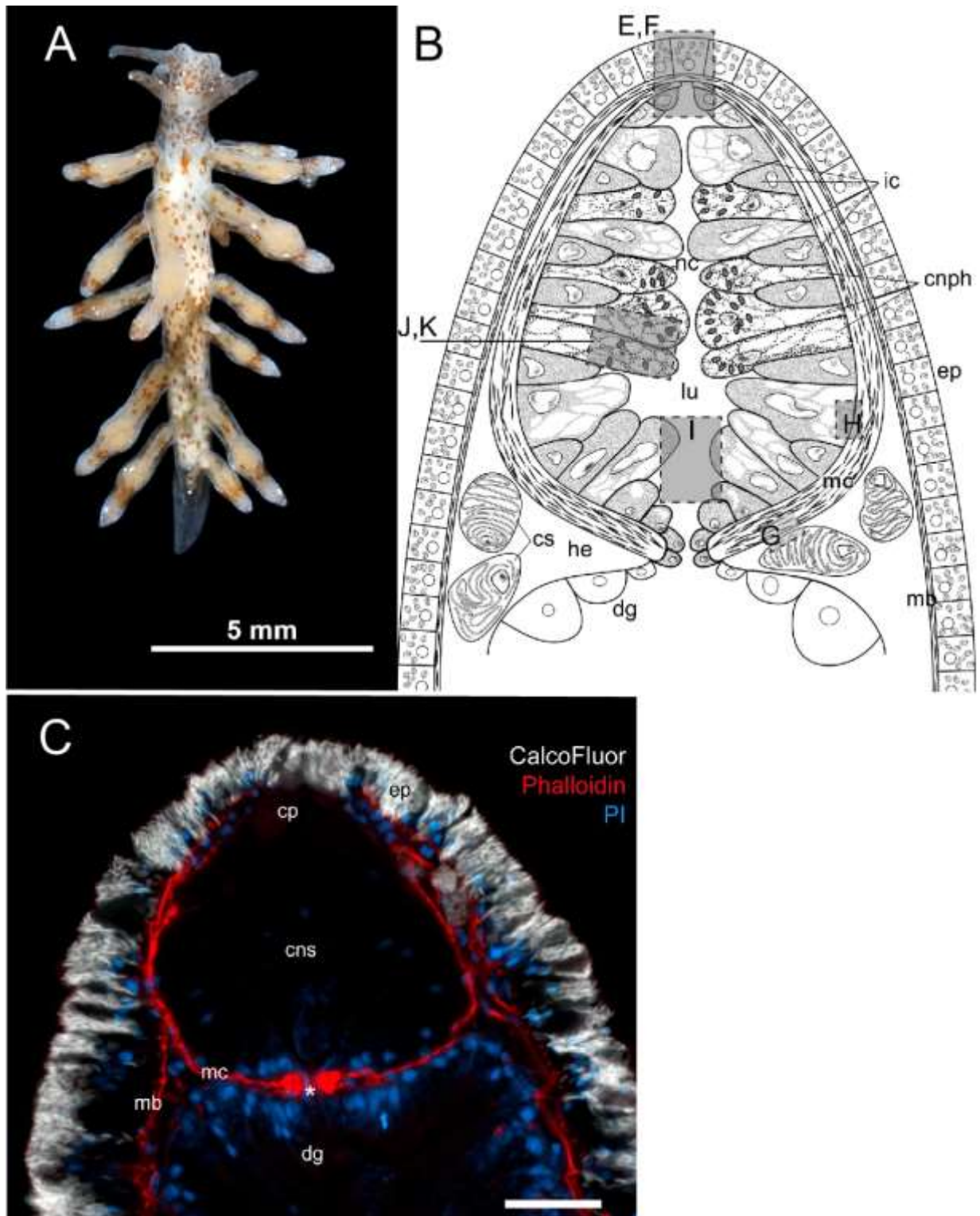


Рисунок 4.2.8 Строение квидосака *Eubranchius ruriim* (начало).

А – прижизненная фотография моллюска (фотография Т. Антохиной); В – схема строения квидосака, прямоугольниками выделены участки, представленные на электронограммах; С – продольный оптический срез через вершину цераты, КЛСМ, звездочкой показан просвет сфинктера квидосака.

cnph – книдофаг; cns – книдосак; cp – книдопор; cs – *cellules speciale*; dg – пищеварительная железа; ep – эпидермис; ic – интерстициальные клетки; hc – клетки в гемоцеле; he – гемоцель; lu – люмен; mb – мускулатура стенки тела; mc – мышечная обкладка книдосака; nc – нематоциты. Масштабная линейка: С – 20 мкм.

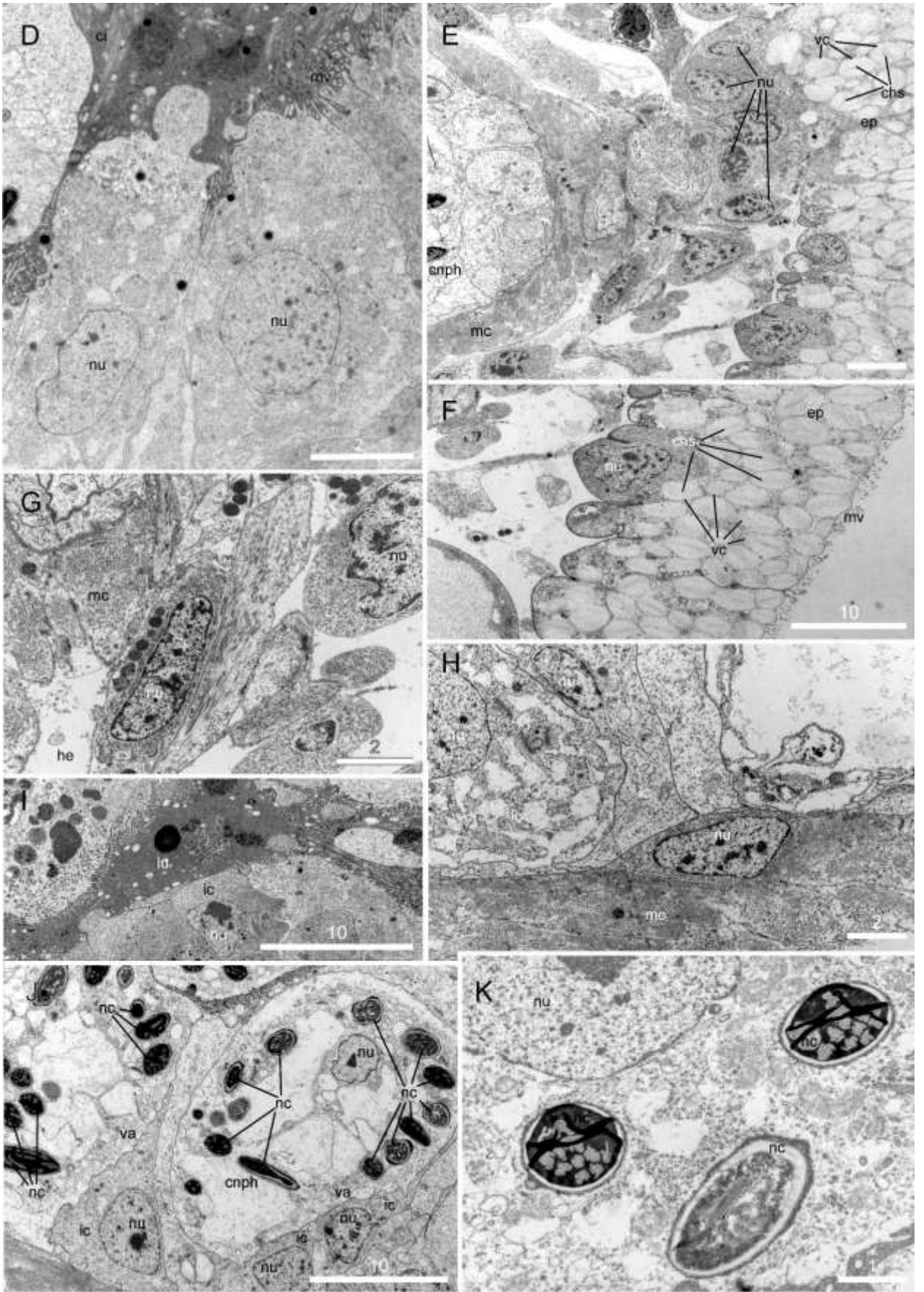


Рисунок 4.2.8 Строение кнidosака *Eubbranchus ruriim* (продолжение).

D – клетки выстилки кнidosака в базальной области, примыкающей к сфинктеру, ТЭМ; E – участок продольного среза апикальной части цераты, ТЭМ; F – эпидермис апикальной части цераты, ТЭМ; G – клетки мышечной обкладки цераты, ТЭМ; H – интерстициальные клетки выстилки кнidosака и клетки его мышечной обкладки, ТЭМ; I – просвет кнidosака в зоне книдофагов; J – книдофаги и интерстициальные клетки между ними, ТЭМ; K – нематоцисты в цитоплазме книдофага. chs – хитиновые гранулы; ci – ресничка; cnrh – книдофаг; cs – *cellules speciale*; dg – пищеварительная железа; ep – эпидермис; ic – интерстициальные клетки; he – гемоцель; lu – люмен; mb – мускулатура стенки тела; mc – мышечная обкладка кнidosака; mv – микроворсинки; nu – ядро; nc – нематоцисты; vc – вакуоли с хитиновыми гранулами. Масштабная линейка в мкм.

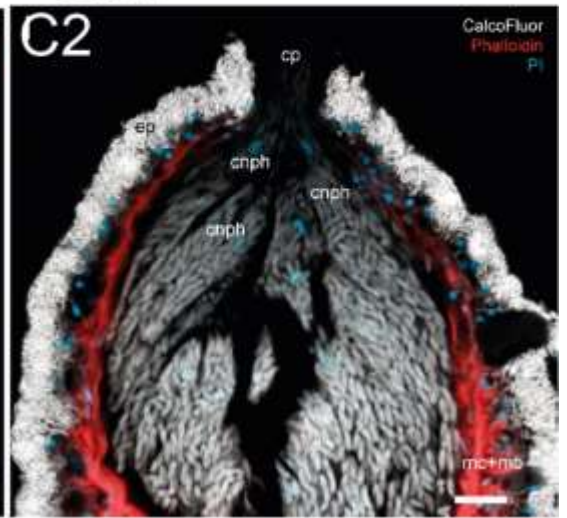
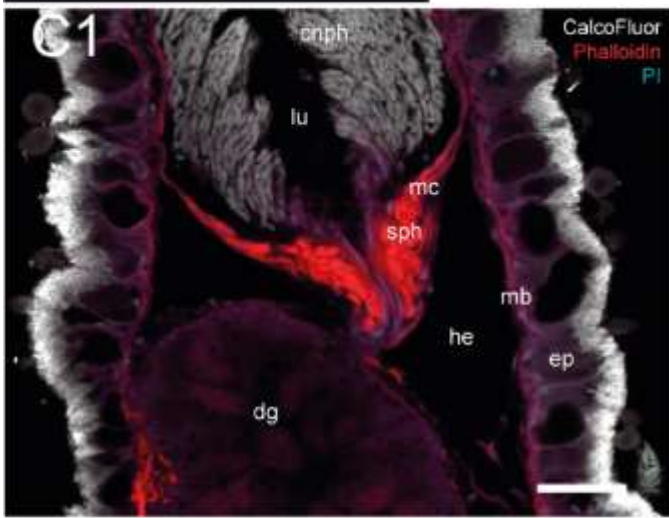
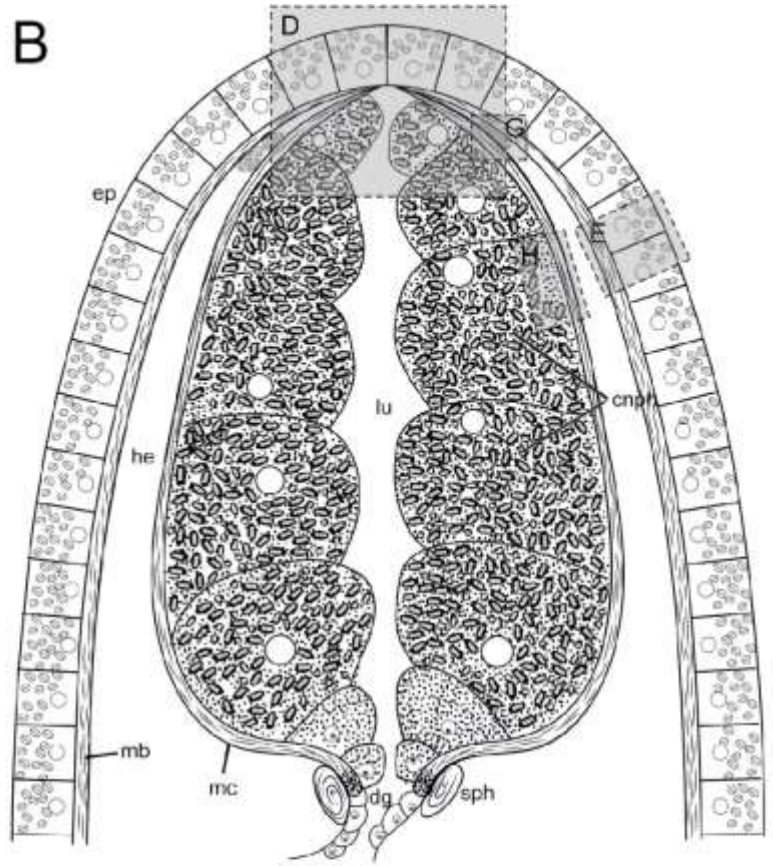


Рисунок 4.2.9 Строение кнidosака *Eubbranchus odhneri* (начало)

А – прижизненная фотография моллюска (фотография Т. Антохиной); В – схема строения кнidosака, прямоугольниками выделены участки, представленные на электронограммах; С1 – базальная часть кнidosака, продольный оптический срез, КЛСМ; С2 – апикальная часть кнidosака, продольный оптический срез, КЛСМ. *snph* – книдофаг; *cp* – книдопор; *dg* – пищеварительная железа; *ep* – эпидермис; *ic* – интерстициальные клетки; *he* – гемоцель; *lu* – люмен; *mb* – мускулатура стенки тела; *mc* – мышечная обкладка кнidosака; *mv* – микроворсинки; *nu* – ядра; *nc* – нематоцист; *sph* – мышечный сфинктер. Масштабная линейка: С1,С2 – 20 мкм.

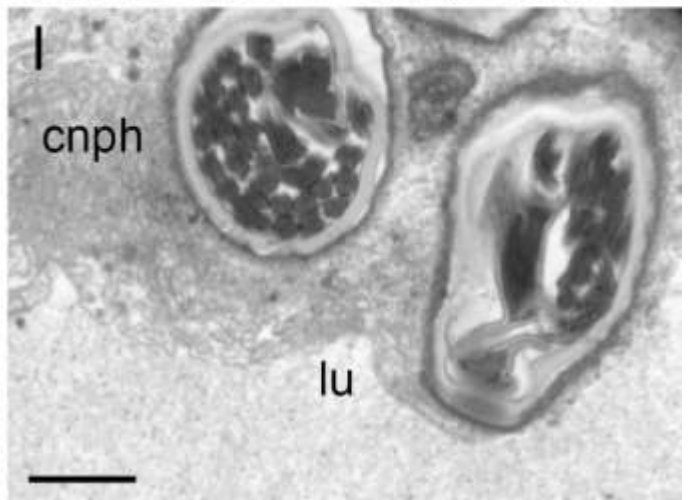
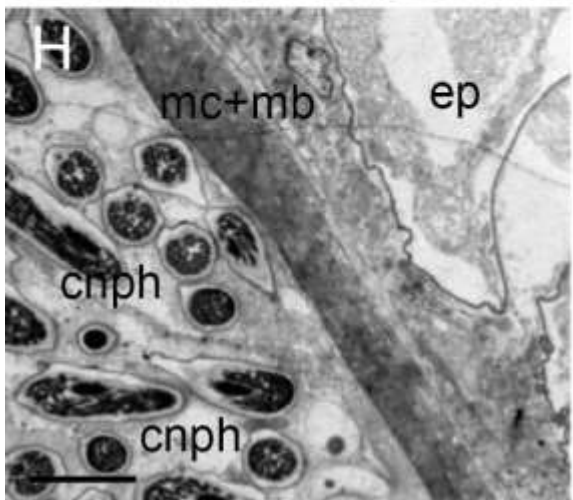
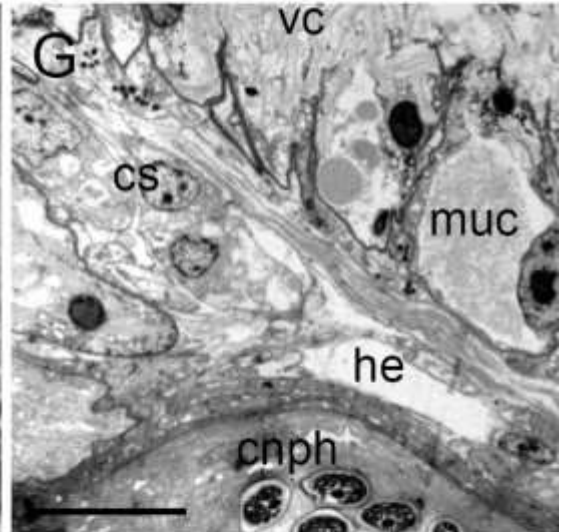
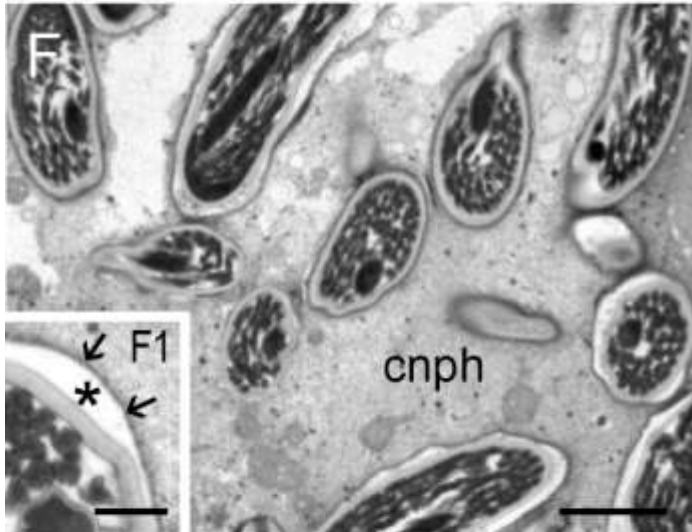
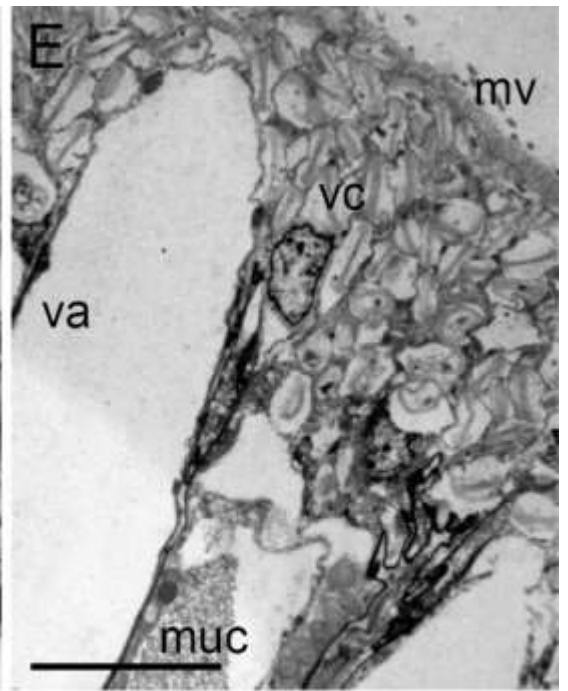
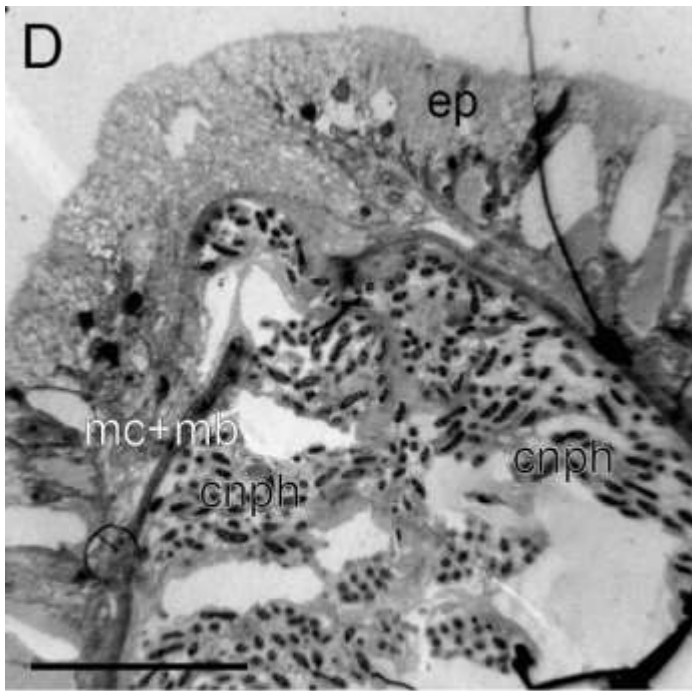


Рисунок 4.2.9 Строение кнidosака *Eubbranchus odhneri* (продолжение)

D – апикальная часть кнidosака, парасагиттальный срез, ТЭМ; E – эпидермис апикальной части цераты, участок, соответствующий области, показанной на рис. 4.2.9 B как E, ТЭМ; F – нематоциты в цитоплазме книдофага, на врезке F1 увеличенное изображение стенки нематоцист и мембраны фагоцитарной вакуоли (отмечена стрелками), полость вакуоли (отмечена звездочкой), ТЭМ; G – *cellules speciale* в гемоцеле в апикальной части цераты, ТЭМ; H – участок стенки кнidosака, продольный срез, ТЭМ; I – апикальная часть книдофага, обращенная в просвет кнidosака, ТЭМ. Spnh — книдофаг; gc — эпидермальные гранулярные клетки; ep — эпидермальные клетки; lu — люмен; mb — мускулатура цераты; mc — мышечная обкладка кнidosака; muc — слизевые клетки; mv – микроворсинки; nc — нематоциста; va — вакуоли; vc – вакуоли с хитиновыми гранулами. Масштабная линейка: D — 50мкм; E,G,H — 10 мкм; F — 5мкм; F1 ,I — 1 мкм.

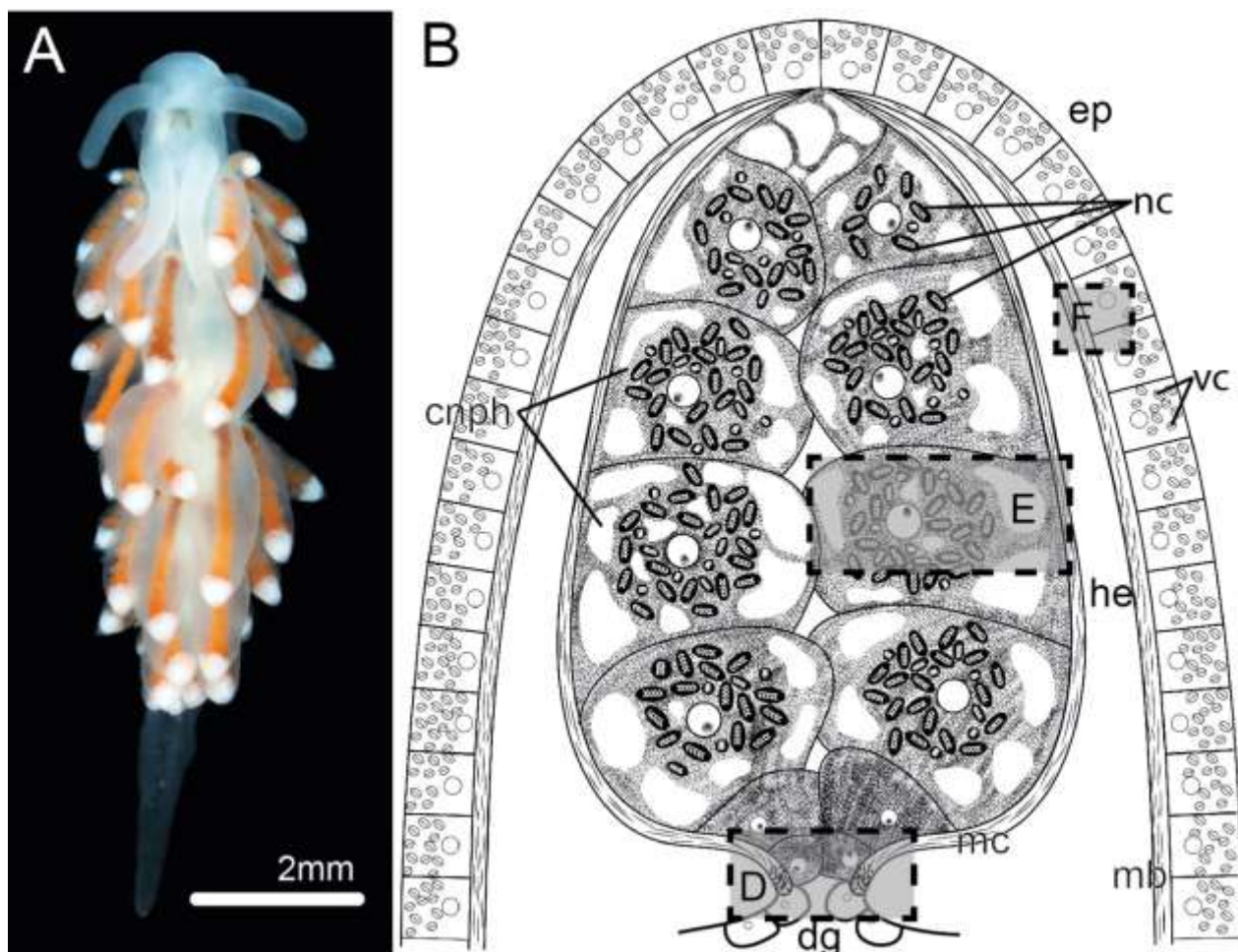


Рисунок 4.2.10 Строение кнidosака *Eubranchus malakhovi* (начало)

А – прижизненная фотография моллюска (фотография Т. Антохиной); В – схема строения кнidosака, прямоугольниками выделены участки, представленные на электронограммах. cnph – книдофаг; dg – пищеварительная железа; ep – эпидермис; he – гемоцель; mb – мускулатура стенки тела; mc – мышечная обкладка кнidosака; nc – нематоцисты; vc – вакуоли с хитиновыми гранулами. Масштабная линейка: С1,С2 – 20 мкм.

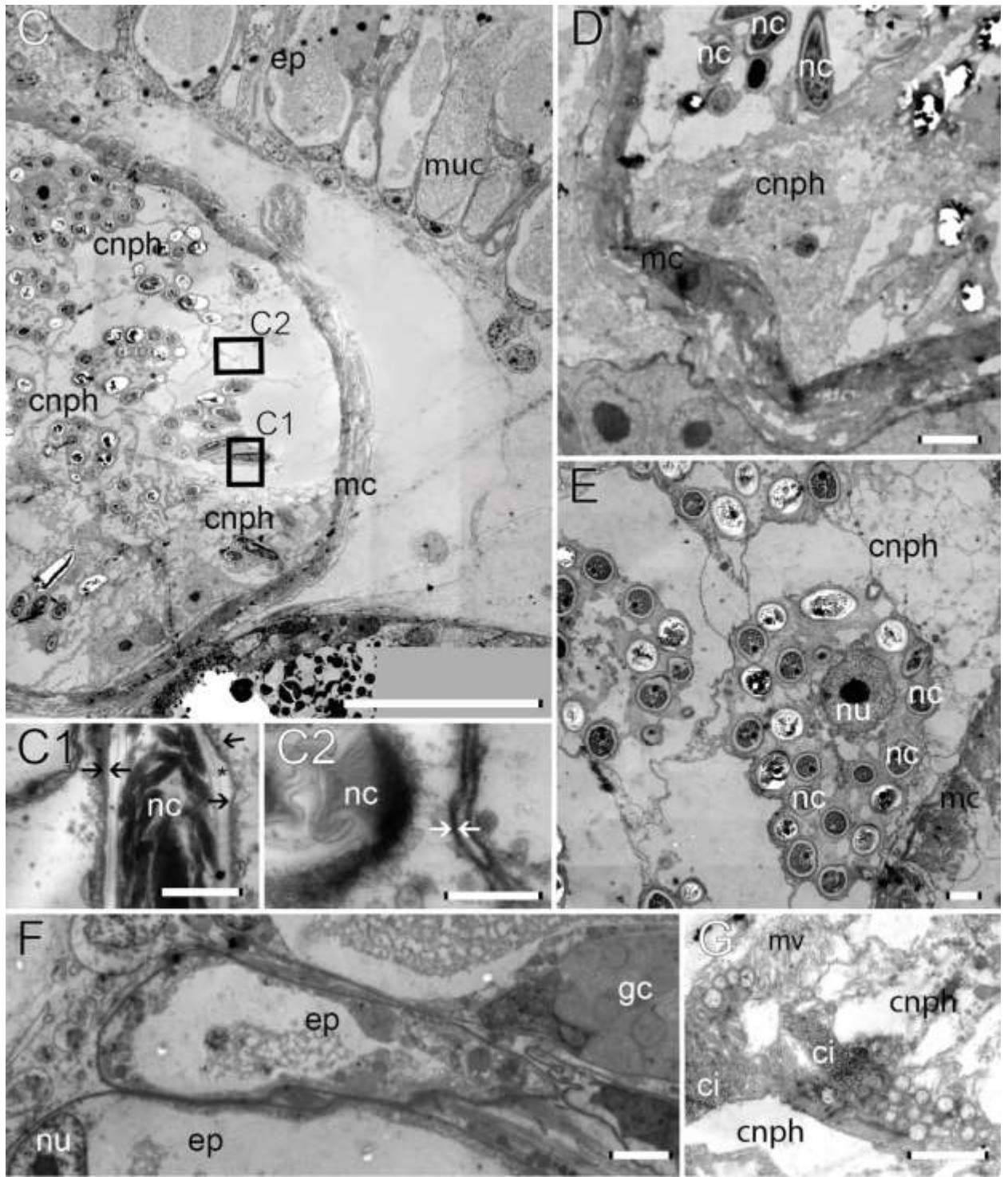


Рисунок 4.2.10 Строение кнidosака *Eubranchius malakhovi* (продолжение)
С – базальная часть кнidosака, парасагиттальный срез, ТЭМ; С1 – увеличенное изображение стенки нематоциста и мембраны фагоцитарной вакуоли (отмечена черными стрелками), полость вакуоли отмечена звездочкой, ТЭМ; С2 – опоясывающая десмосома (отмечена белыми стрелками) между книдофагами; D – участок мышечной обкладки кнidosака с прилежащим книдофагом, ТЭМ; E – книдофаги с нематоцистами, ТЭМ; F – эпидермис апикальной части цераты; G – реснички и микроворсинки в просвете кнidosака. С₁ – ресничка; sp_{ph} — книдофаг; ep — эпидермальные клетки; gc — эпидермальная клетка с гранулярными включениями; mc — мускулатура кнidosака; muc — слизевая клетка; mv – микроворсинки; nc — нематоциста; nu — ядро. Масштабная линейка: С — 50 мкм; D – 10мкм; E,F,G — 5 мкм; С1,С2 – 2 мкм.

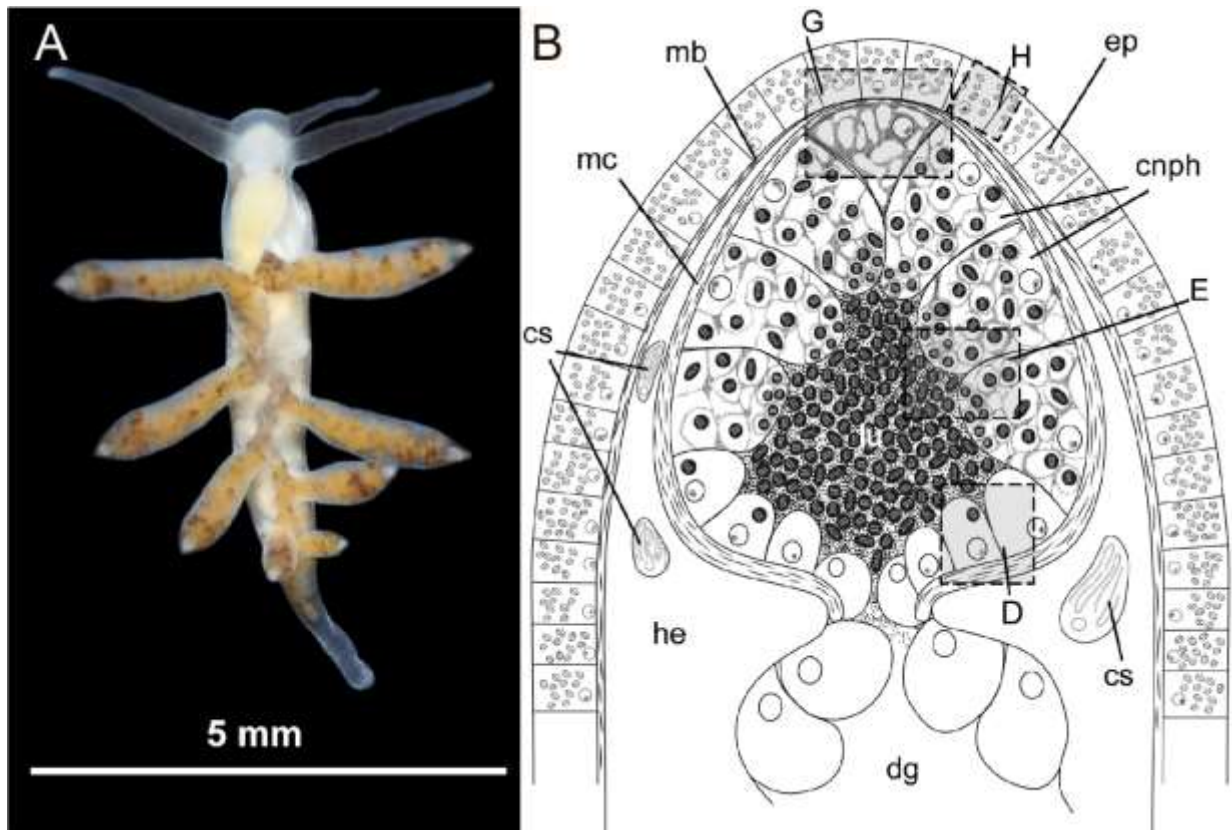


Рисунок 4.2.11 Строение кнidosака *Tergipes tergipes* (начало).

А – прижизненная фотография моллюска (фотография Т. Антохиной). В – схема строения кнidosака, прямоугольниками выделены участки, представленные на электронограммах. Спrh – книдофаг; cs – *cellules speciales*; dg – пищеварительная железа; ep – эпидермис; he – гемоцель; lu – люмен; mb – мускулатура стенки тела; mc – мышечная обкладка кнidosака.

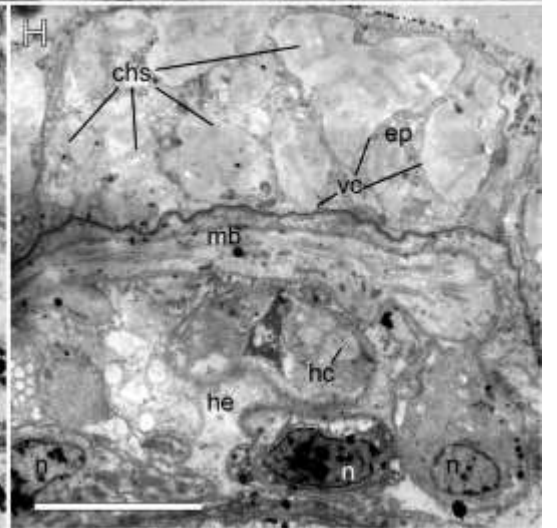
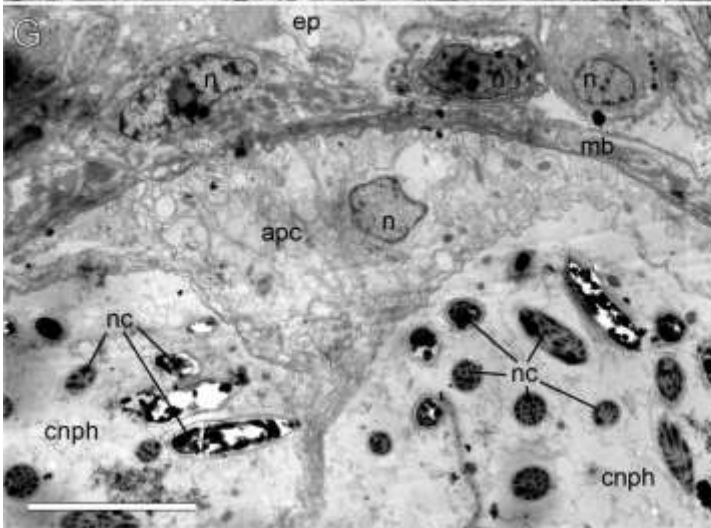
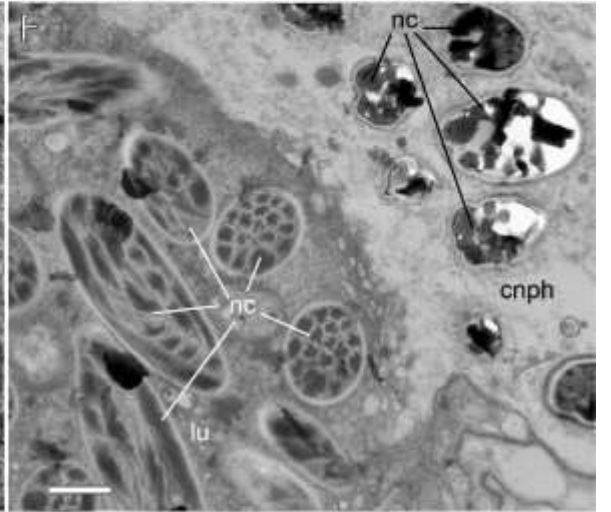
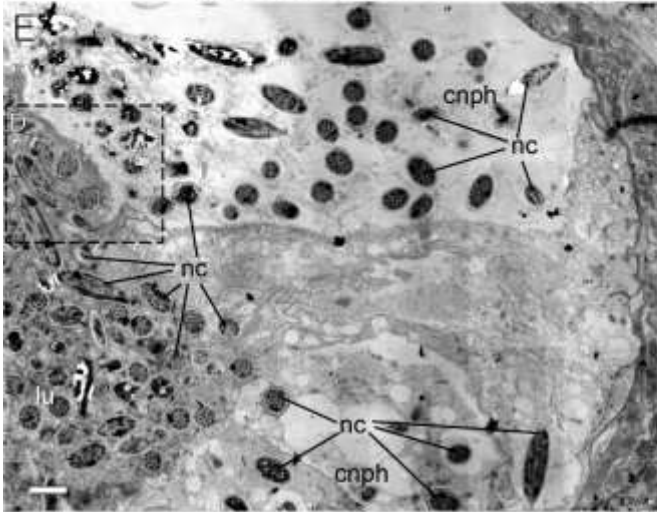
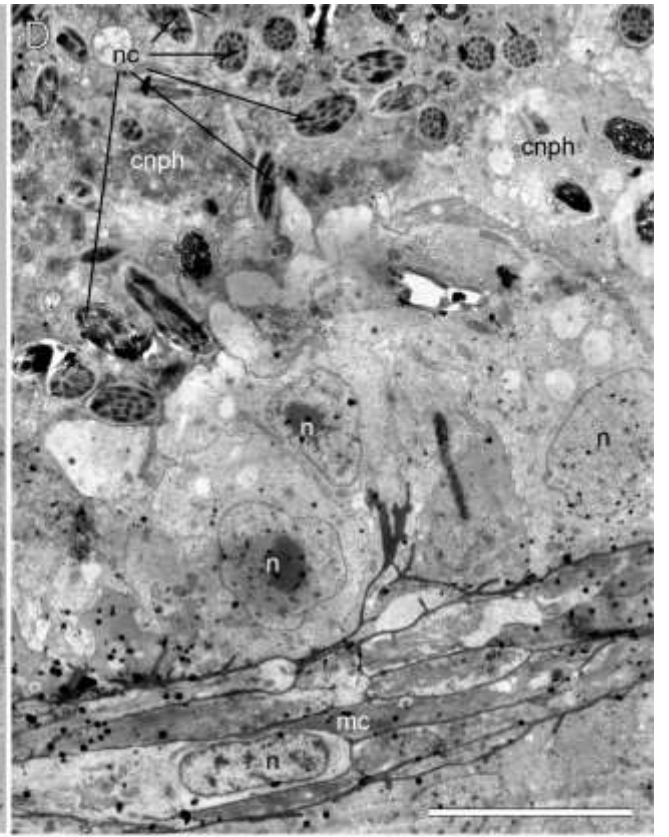
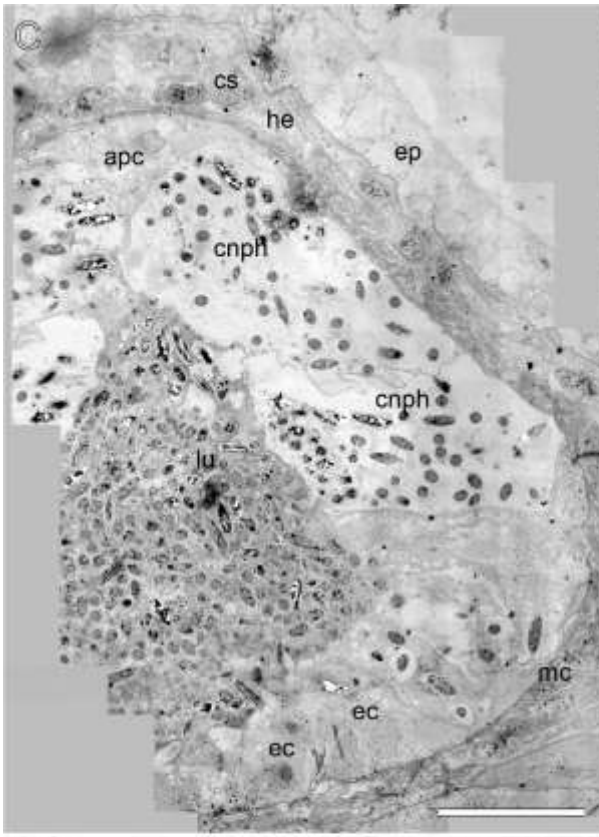


Рисунок 4.2.11 Строение кнidosака *Tergipes tergipes* (продолжение).

С – парасагиттальный срез кнidosака, ТЭМ; D – недифференцированные клетки в основании кнidosака, электронограмма соответствует участку показанному на рис. 4.2.11 как D; E – книдофаги в средней части кнidosака, электронограмма соответствует участку, показанному на рис. 4.2.11 как E, прерывистой линией выделен участок, представленный в увеличенном виде на рис. 4.2.11 F; F – нематоцисты в просвете кнidosака и в цитоплазме апикальной части книдофага; G – клетки апикальной зоны кнidosака, электронограмма соответствует участку, показанному на рис. 4.2.11 как G; H – эпидермис апикальной части цераты, электронограмма соответствует участку, показанному на рис. 4.2.11 как H. Арс – клетка без нематоцист в зоне книдопора; snph – книдофаг; chs – хитиновые гранулы; cs – *cellules speciale*; dg – пищеварительная железа; ec – недифференцированные клетки; ep – эпидермис; hc – клетки с вакуолями с хитиновыми гранулами; he – гемоцель; lu – люмен; mb – мускулатура стенки тела; mc – мышечная обкладка кнidosака; n – ядро; nc – нематоциста; va – вакуоли; vc – вакуоли с хитиновыми гранулами. Масштабная линейка: С – 10 мкм; D – 5 мкм; E – 1 мкм; F – 2 мкм; G, H – 5 мкм.

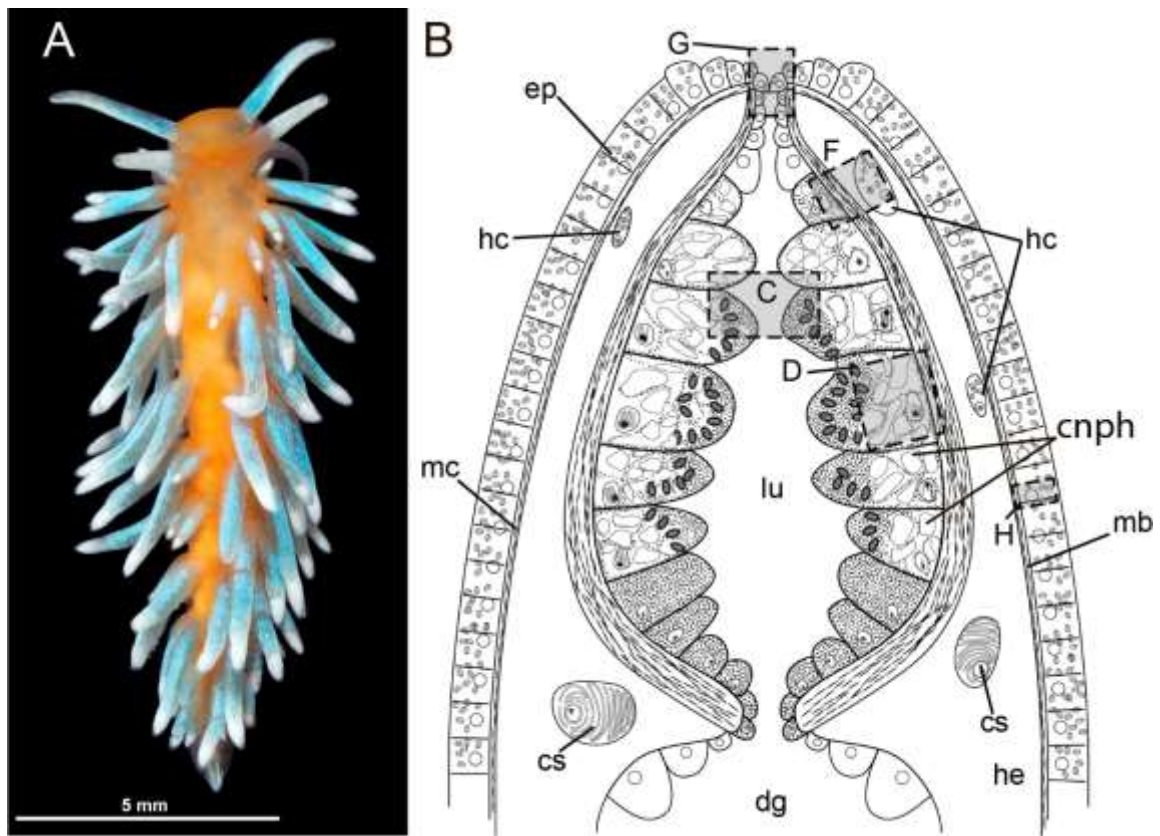


Рисунок 4.2.12 Строение кнidosака *Trinchesia ornata* (начало).

А – прижизненная фотография моллюска (фотография Т. Антохиной); В – схема строения кнidosака, прямоугольниками выделены участки, представленные на электронограммах. Спнф – книдофаг; cs – *cellules speciale*; dg – пищеварительная железа; ep – эпидермис; hc – клетки с вакуолями с хитиновыми гранулами; he – гемоцель; lu – люмен; mb – мускулатура стенки тела; mc – мышечная обкладка кнidosака.

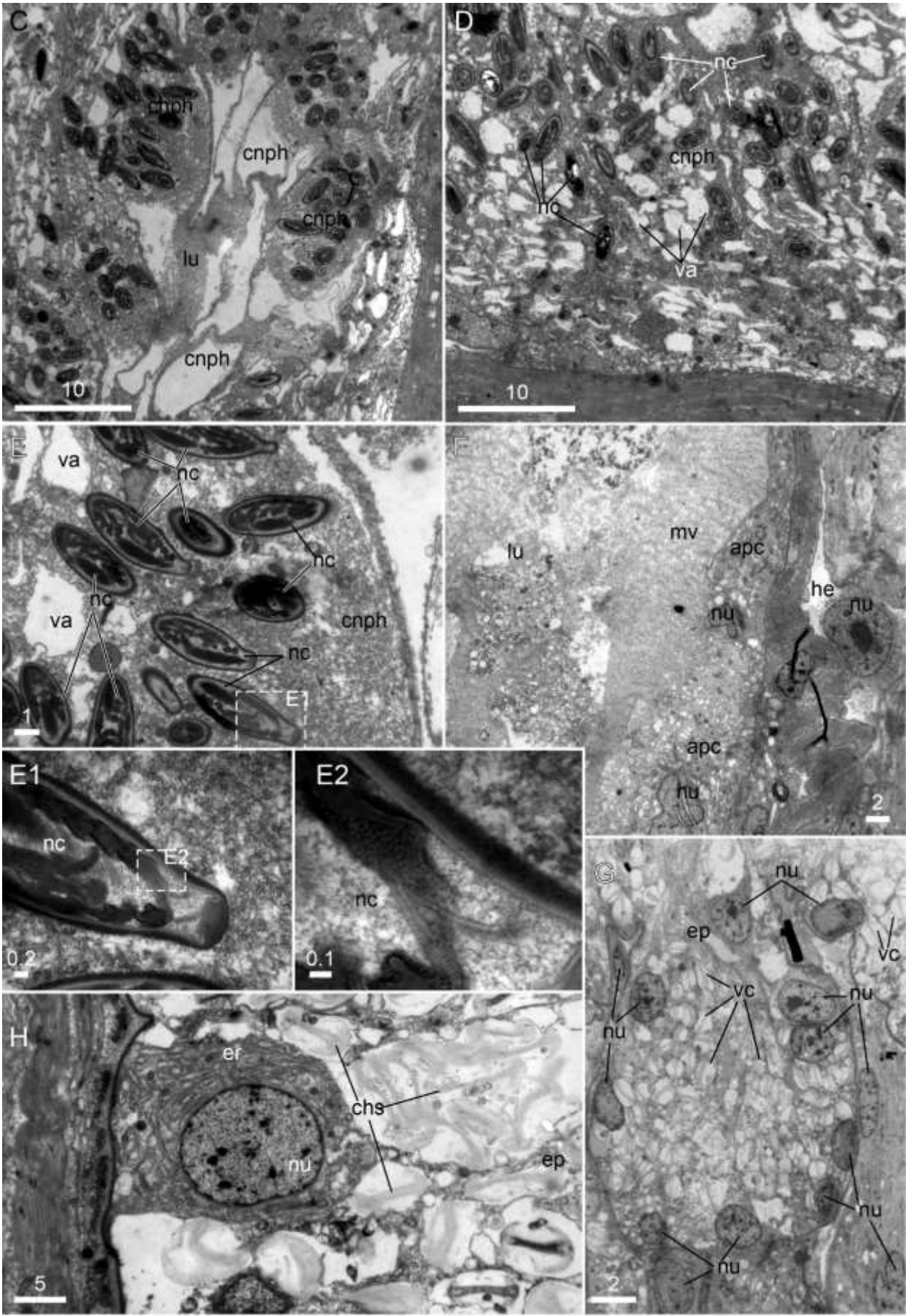


Рисунок 4.2.12 Строение кнidosака *Trinchesia ornata* (продолжение).

C – апикальные участки клеток-книдофагов с нематоцистами, электронограмма соответствует участку, показанному на рис. 4.2.12 В как С;
D – базальные участки клеток-книдофагов с нематоцистами, электронограмма соответствует участку, показанному на рис. 4.2.12 В как D;
E – нематоцисты в апикальной части книдофага, электронограмма представляет собой увеличенный участок, выделенный на рис. 4.2.12 С прерывистой линией; E1 – часть нематоцисты с крышечкой, электронограмма представляет собой увеличенный участок, выделенный на рис. 4.2.12 E прерывистой линией; E2 – стенка нематоцисты, электронограмма представляет собой увеличенный участок, выделенный на рис. 4.2.12 E1 прерывистой линией; F – клетки выстилки апикальной зоны кнidosака, электронограмма соответствует участку, показанному на рис. 4.2.12 В как D; H – клетки эпидермиса апикальной части цераты, электронограмма соответствует участку, показанному на рис. 4.2.12 В как H;
G – эпидермальные клетки в области книдопора, электронограмма соответствует участку, показанному на рис. 4.2.12 В как G. Arc – клетки апикальной зоны; snrh – книдофаг; chs – хитиновые гранулы; cs – *cellules speciale*; ep – эпидермис; er – эндоплазматический ретикулум; lu – люмен; mv – микроворсинки; nu – ядро; nc – нематоциста; va – вакуоли; vc – вакуоли с хитиновыми гранулами. Масштабная линейка в мкм.

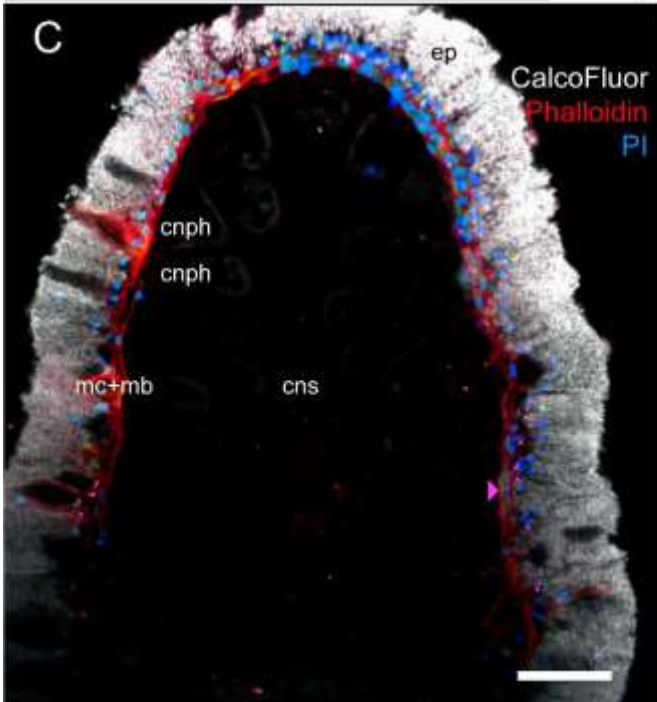
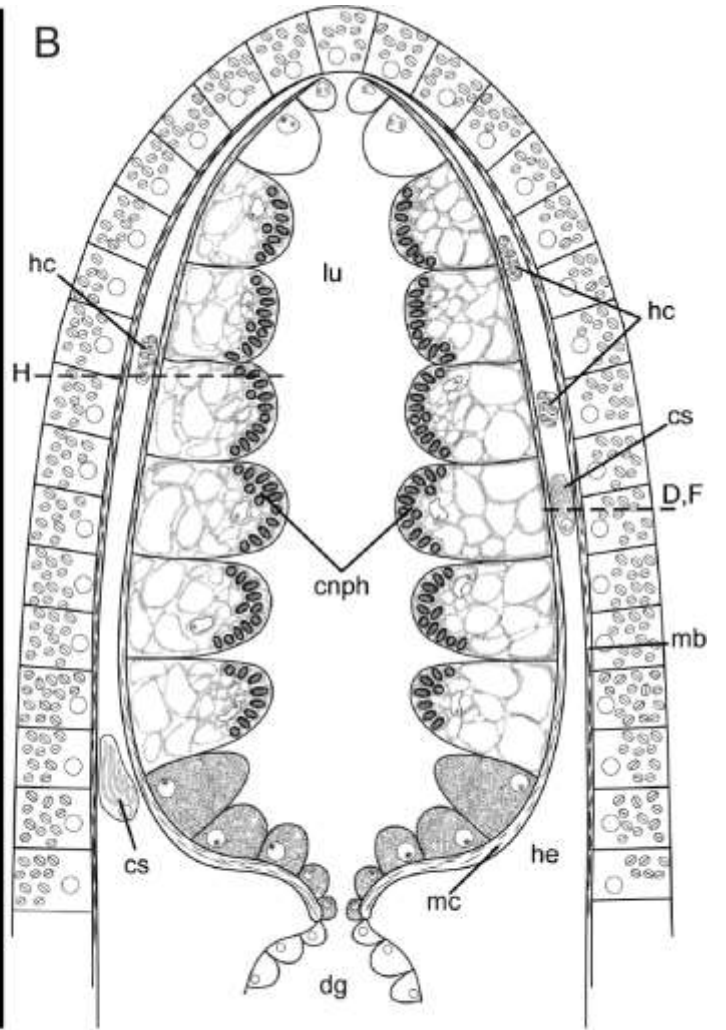


Рисунок 4.2.13 Строение кнidosака *Zelentia pustulata* (начало).

А – прижизненная фотография моллюска (фотография Т. Антохиной); В – схема строения кнidosака, прерывистыми линиями показаны уровни поперечных срезов, представленных на электронограммах; С – апикальная часть цераты, продольный оптический срез, треугольником справа внизу показана клетка с хитиновыми гранулами в гемоцеле, КЛСМ. *snph* – книдофаг; *sns* – кнidosак; *cs* – *cellules speciale*; *dg* – пищеварительная железа; *ep* – эпидермис; *hc* – клетки с вакуолями с хитиновыми гранулами; *he* – гемоцель; *lu* – люмен; *mb* – мускулатура стенки тела; *mc* – мышечная обкладка кнidosака. Масштабная линейка – 20мкм.

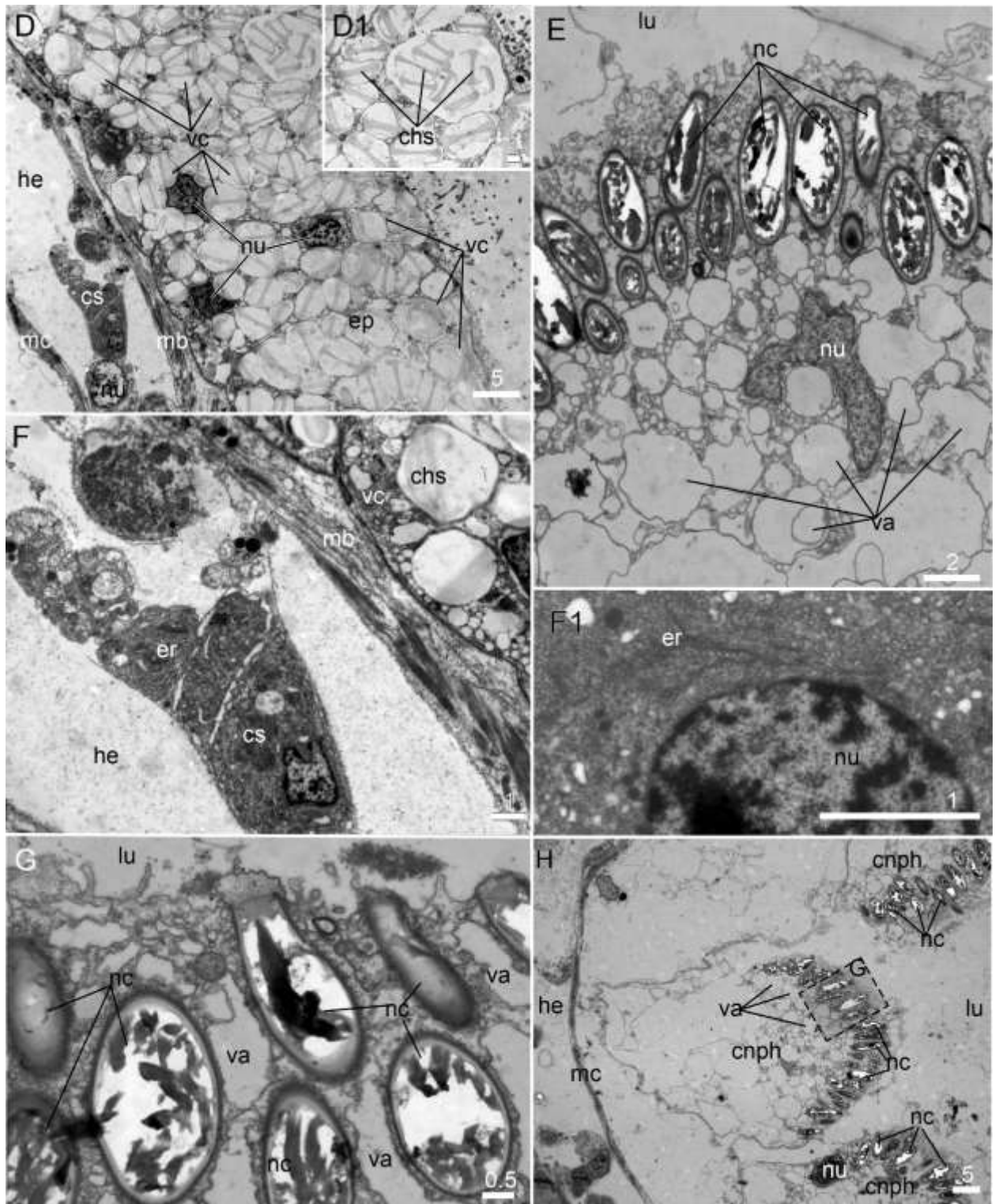


Рисунок 4.2.13 Строение кнidosака *Zelentia pustulata* (продолжение).

D – эпидермис апикальной части цераты, поперечный срез, ТЭМ; D1 – вакуоли с хитиновыми веретенами, ТЭМ; E – книдофаг с нематоцистами, ТЭМ; F – *cellulae specialis* в гемоцеле апикальной части цераты, ТЭМ; F1 – участок клетки *cellules speciale*; G – нематоцисты в апикальной цитоплазме книдофага, ТЭМ; H – участок поперечного среза кнidosака, ТЭМ, прерывистой линией выделен участок, показанный с большим увеличением на рис. 4.2.13 G. Spnh – книдофаг; chs – хитиновые гранулы; cs – *cellules speciale*; dg – пищеварительная железа; ep – эпидермис; er – эндоплазматический ретикулум; he – гемоцель; lu – люмен; mb – мускулатура стенки тела; mc – мышечная обкладка кнidosака; nu – ядро; nc – нематоциста; va – вакуоли; vc – вакуоли с хитиновыми гранулами. Цифры над масштабными линейками обозначают масштаб в мкм.

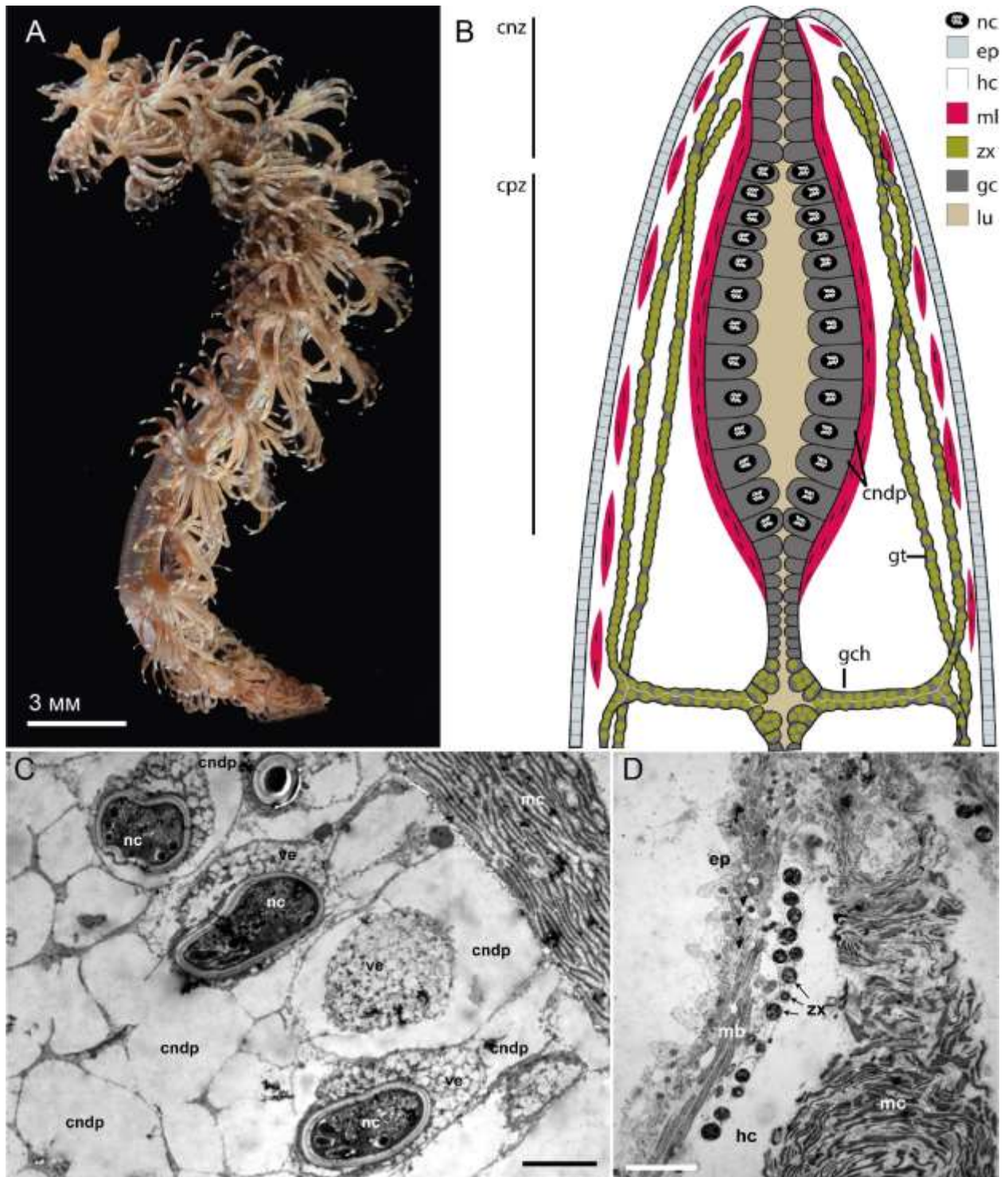


Рисунок 4.2.14 Строение апикальной части цераты *Pteraeolidia semperi* (начало). А – прижизненная фотография моллюска (фотография Ю. Деарта); В – схема строения апикальной части цераты; С – нематоцисты в книдофагах, ТЭМ; D – гастродермальные тяжи, содержащие зооксантеллы в гемоцеле между мышечной обкладкой книдосака и мышцами, подстилающими эпидермис, продольный срез, ТЭМ. Cnz – зона книдопора; cndp – книдофаг;

crz – зона книдофагов; ep – эпидермис; gch – гастродермальный канал; gt – гастродермальный тяж; hc – гемоцель; lu – просвет пищеварительной железы; mb – мускулатура стенки тела; mc – мускулатура книдосака; nc – клеточники в книдофагах; zx – зооксантеллы в клетках пищеварительной железы. Масштабная линейка: C – 10 мкм; D – 30 мкм.

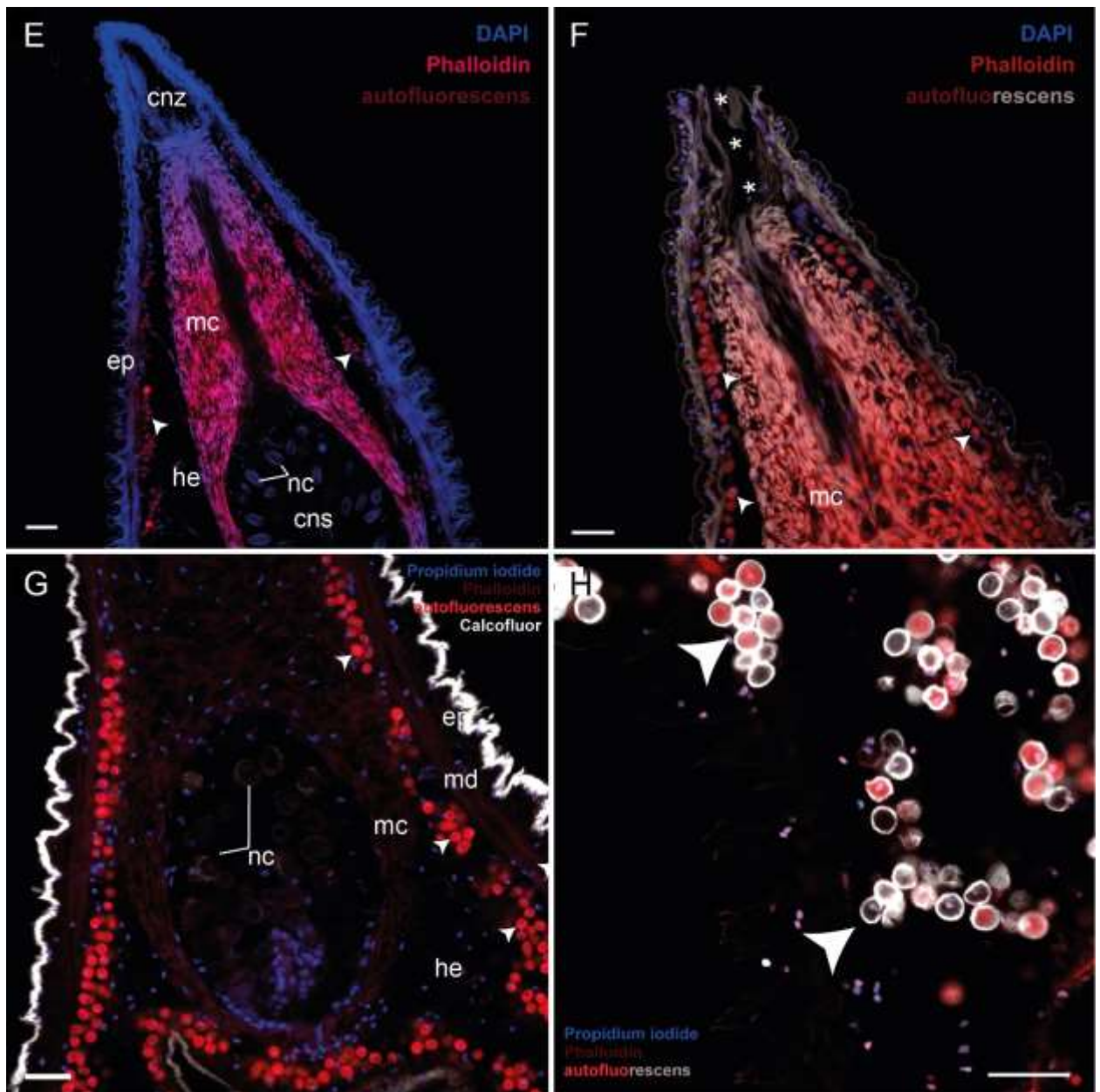


Рисунок 4.2.14 Строение апикальной части цераты *Pteraeolidia semperi* (продолжение) E – продольный оптический срез через вершину цераты, КЛСМ; F – книдопор (отмечен звездочками) на вершине цераты, продольный оптический срез, КЛСМ; G – зооксантеллы в гастродермальных каналах, продольный оптический срез, КЛСМ; H – скопления зооксантелл в гастродермальных каналах, КЛСМ. Белые наконечники стрелок указывают на скопления зооксантелл. Cnz – зона книдопора; cns – кнidosак; ep – эпидермис; he – гемоцель; md – мускулатура стенки тела; mc – мускулатура кнidosака; nc – клеточкниды в книдофагах. Масштабная линейка – 30 мкм.

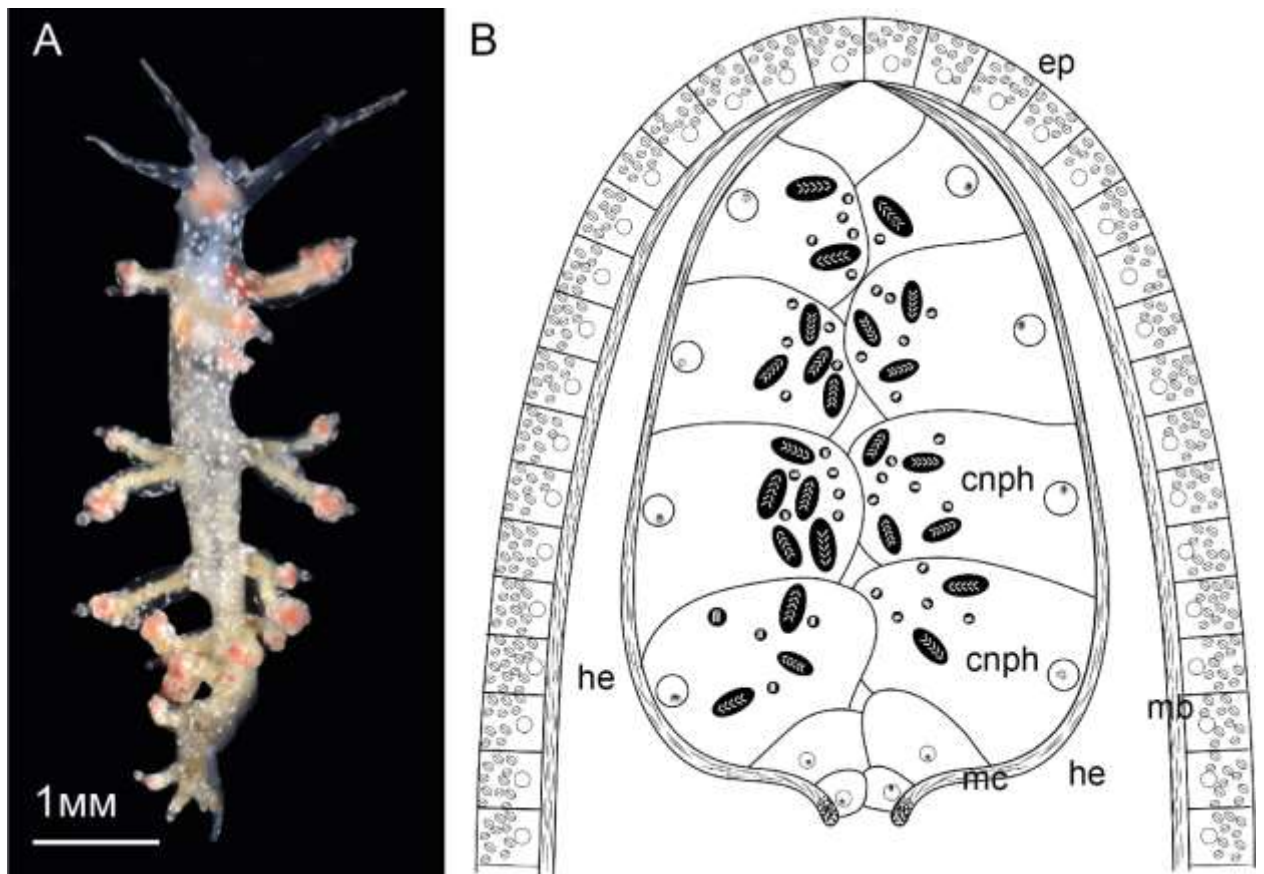


Рисунок 4.2.15 Строение кнidosака *Muja longicornis* (начало).

А – прижизненная фотография молска (фотография Ю. Деарта); В – схема строения кнidosака. Сnph – книдофаг; ep – эпидермис; he – гемоцель; mb – мускулатура стенки тела; mc – мускулатура кнidosака.

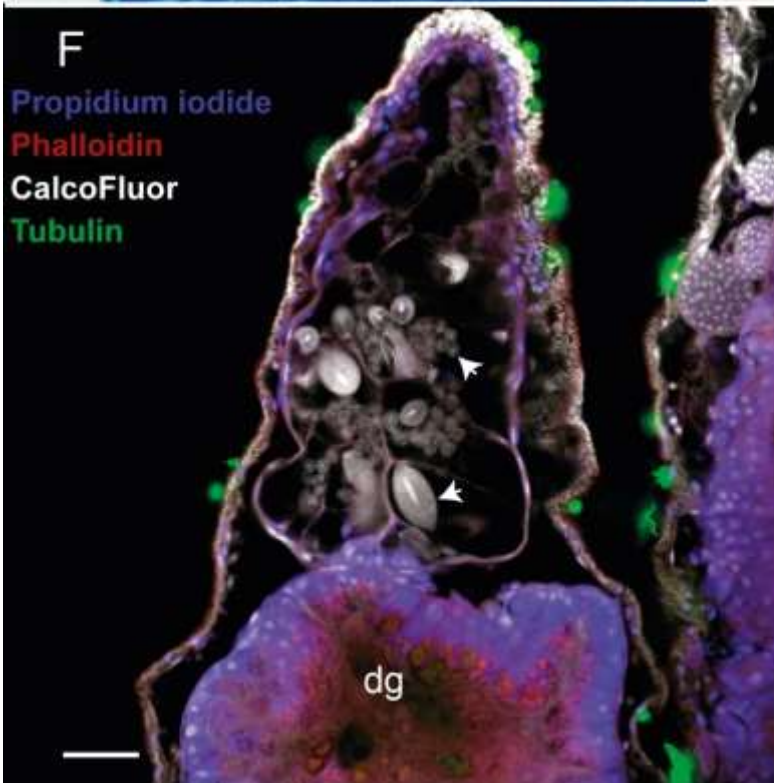
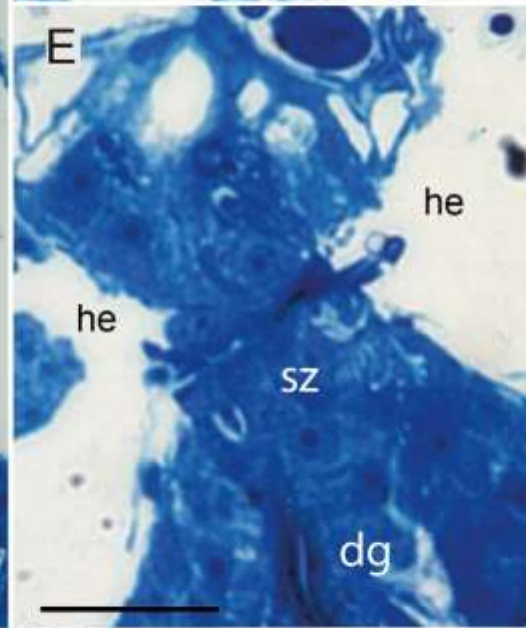
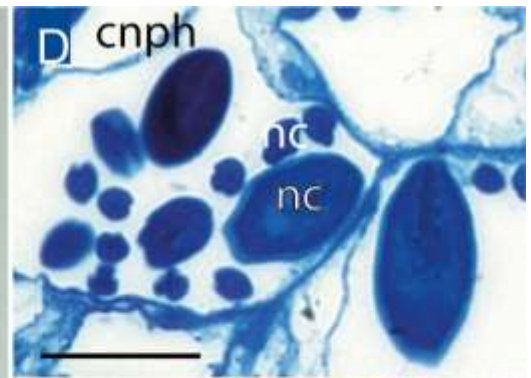
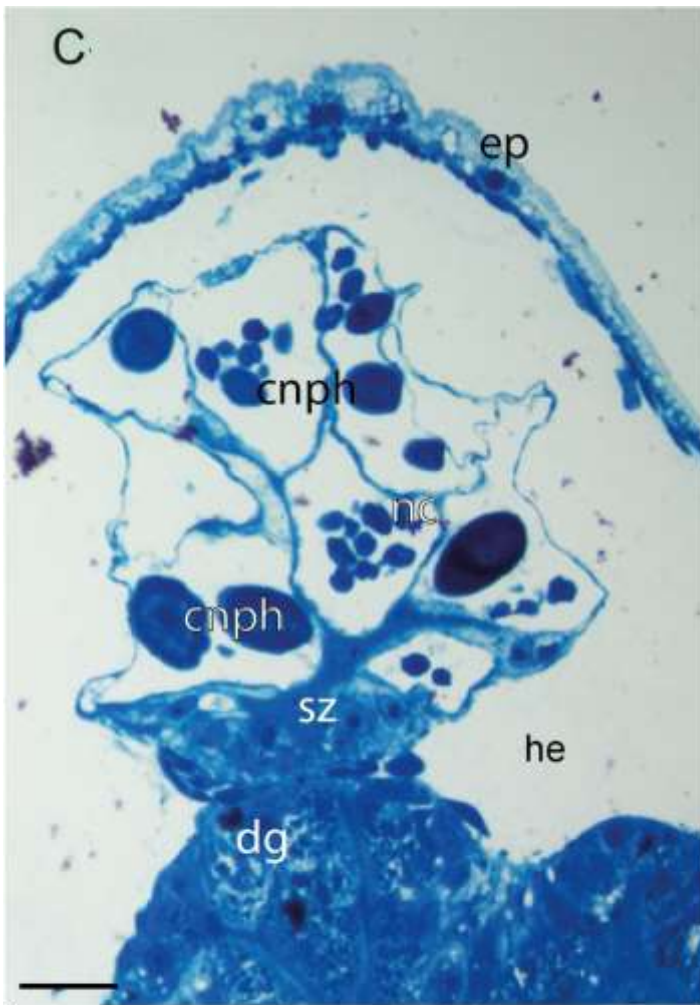


Рисунок 4.2.15 Строение кнidosака *Muja longicornis* (продолжение).

С – полутонкий парасагиттальный срез через апикальный конец цераты; D – книдофаги с нематоцистами, полутонкий срез; E – зона сфинктера, отделяющего кнidosак от дивертикула пищеварительной железы, полутонкий парасагиттальный срез; F – продольный оптический срез через апикальную часть цераты с кнidosаком, КЛСМ, белыми стрелками указаны нематоцисты разных типов; *snrh* – книдофаги; *dg* – пищеварительная железа; *ep* – эпидермис; *he* – гемоцель; *nc* – нематоцисты, *SZ* – зона мышечного сфинктера.

Масштабная линейка – 10 мкм.

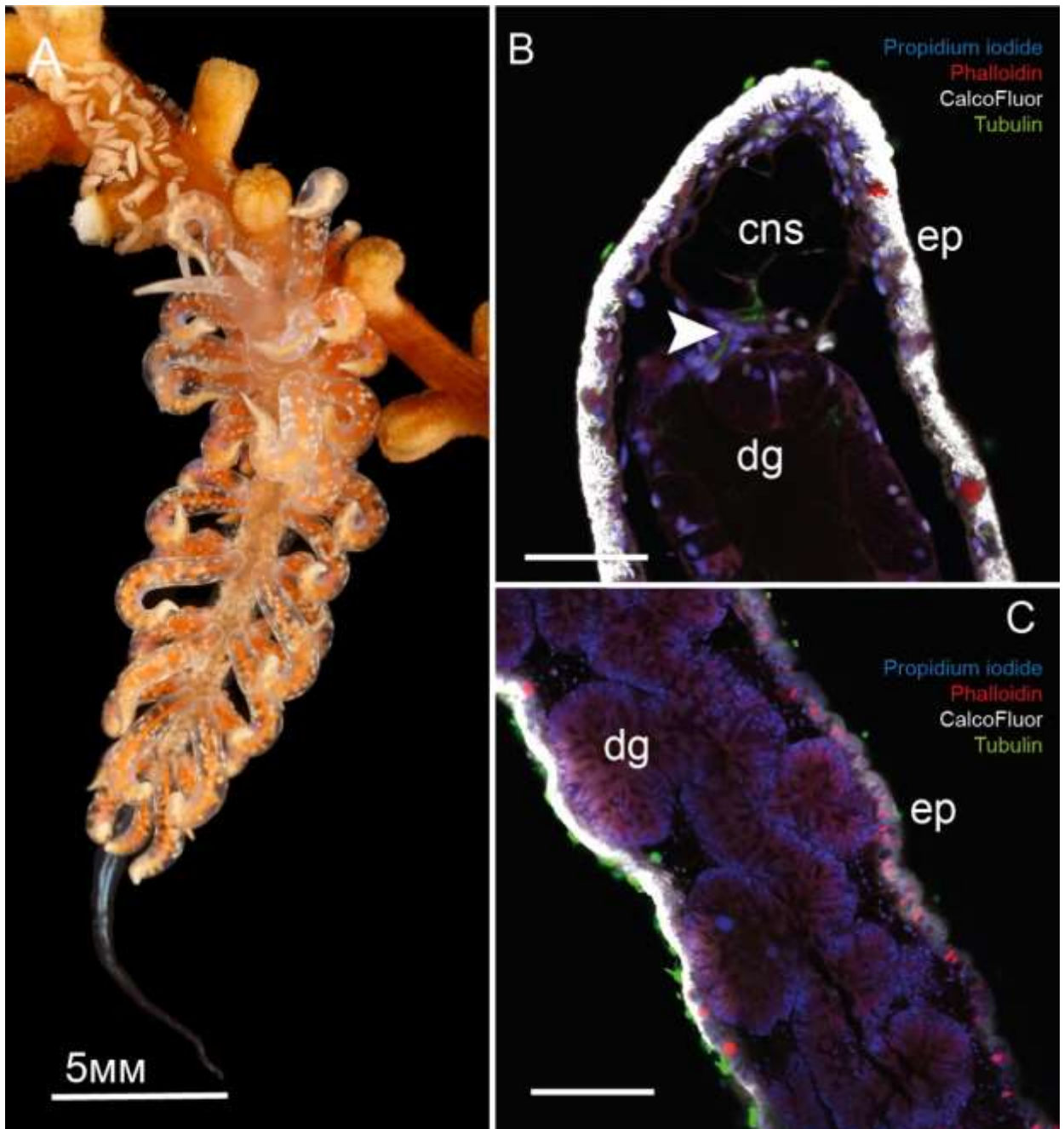


Рисунок 4.2.16 Строение кнidosака *Phyllodesmium poindimiei*

А – прижизненная фотография моллюска (фотография Ю. Деарта); В – апикальная часть цераты, продольный оптический срез КЛСМ; С – пищеварительная железа, продольный оптический срез КЛСМ.

cns – кнidosак; dg – пищеварительная железа; ep – эпидермис; белой стрелкой отмечен ресничный просвет канала между кнidosаком и пищеварительной железой. Масштабная линейка: В, С – 30 мкм.

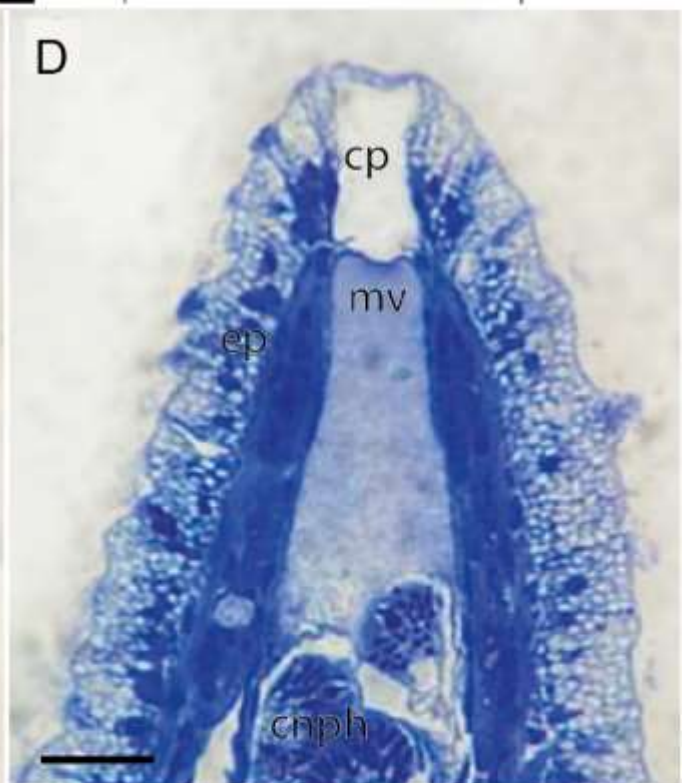
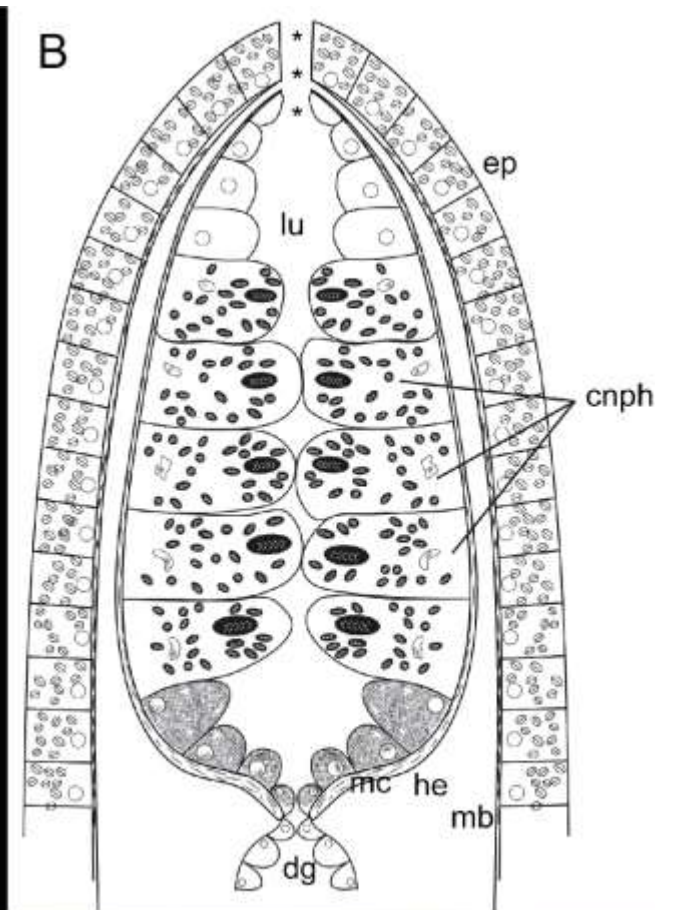


Рисунок 4.2.17. Строение кнidosака *Hermisenda crassicornis*.

А – прижизненная фотография моллюска (фотография Т. Антохиной); В – схема строения кнidosака; С – парасагиттальный полутонкий срез апикальной части цераты; D – парасагиттальный полутонкий срез через апикальную часть кнidosака и книдопор. Sp_{ph} – книдофаги; cp – книдопор (на схеме отмечен звездочками); dg – пищеварительная железа; ep – эпидермис; he – гемоцель; lu – просвет кнidosака, предположительно заполненный микроворсинками; mb – мускулатура стенки тела; mc – мускулатура кнidosака. Масштабная линейка: С, D – 15 мкм.

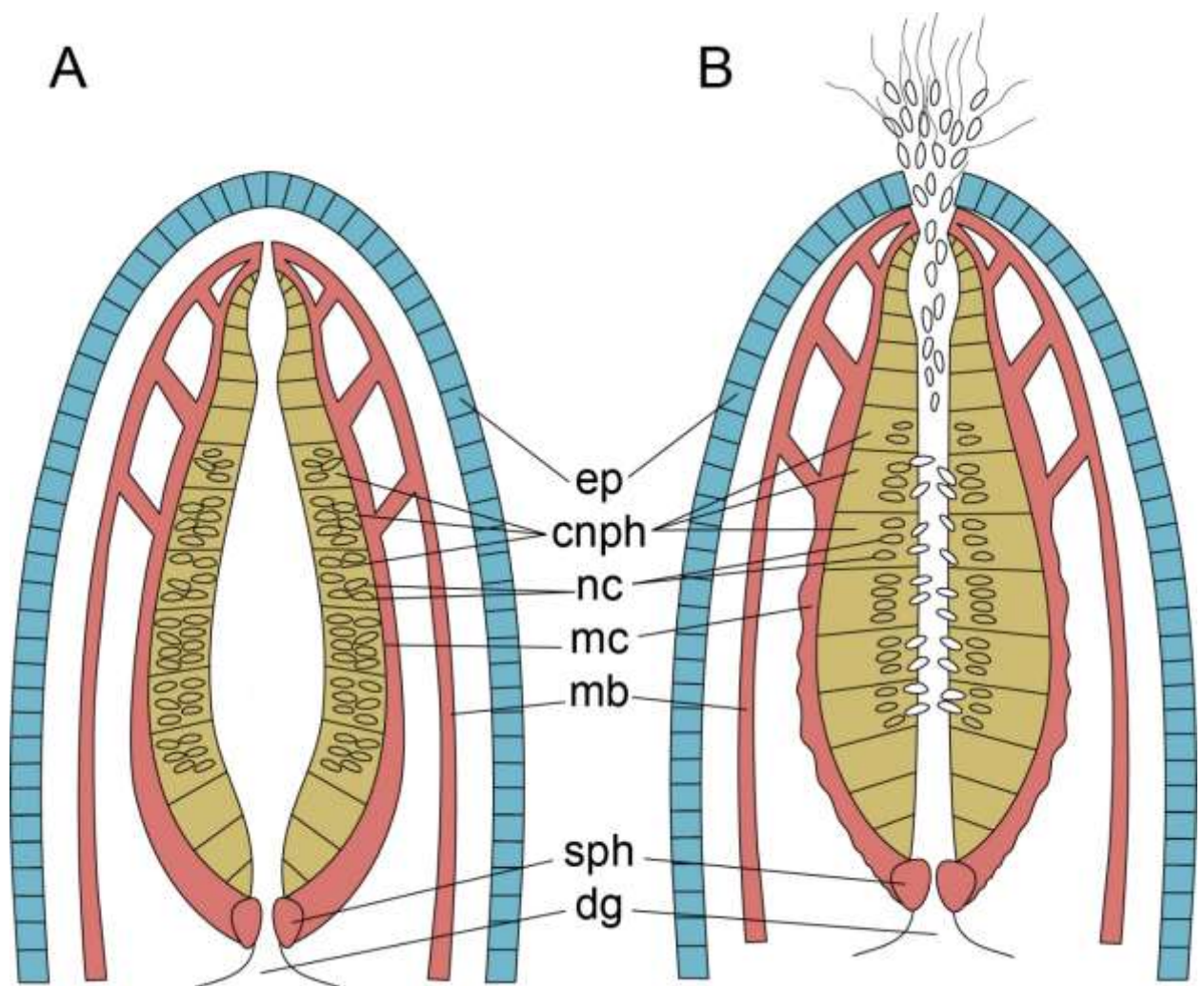


Рис. 5.1 Схема выстреливания кнidosака голожаберных моллюсков. А – схема строения расслабленного кнidosака; В – схема строения выстрелившего кнidosака. Спrh – книдофаг; dg – пищеварительная железа; ep – эпидермис; nc – нематоциты; mb – мускулатура стенки тела; mc – мускулатура кнidosака; sph – сфинктер.

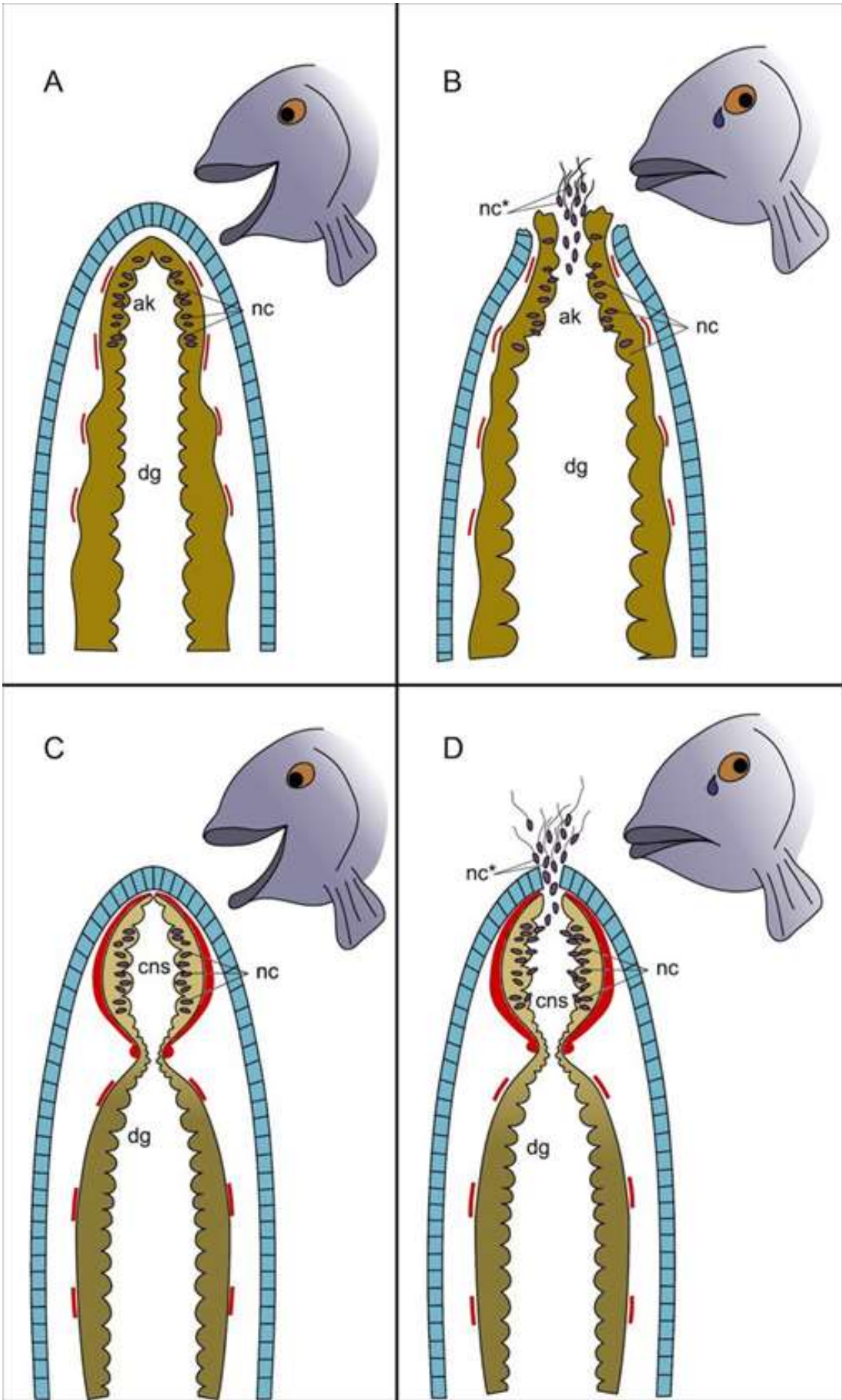


Рис. 5.2 Попытка хищника откусить цераты с клептокнидами (схема).

А, С – до нападения; В, D – после нападения.

ак – почка накопления; sns – кнidosак; dg – пищеварительная железа; nc – нематоцисты; nc* - выстрелившие нематоцисты; красным показана мышечная обкладка кишечника.